Bayerische Staatsbibliothek München

Techn. 297

Höhere Bürgerschule

zu

Hamburg.

Ostern 1879 — Ostern 1880.

Ueber die verschiedenen Arten der Fortpflanzung im Thierreiche nach dem gegenwärtigen Stande der gonologischen Forschung. Von Gustav Dilling, Dr. phil.

Hamburg, 1880.

Gedruckt bei Th. G. Meissner, Eines Hohen Senates, wie auch des Gymnasiums und Johanneums Buchdrucker.

1880. Progr. No. 616.

Bayerische Staatsbibliothek München

Bayerische
Staatsbibliothek
München

Ueber
die verschiedenen Arten der Fortpflanzung im Thierreiche

nach dem gegenwärtigen Stande der gonologischen Forschung.

Von

Gustav Dilling, Dr. phil.

„Dich im Unendlichen zu finden,
Musst unterscheiden und dann verbinden".
Goethe.

Wenn man die Gesammtheit der organischen Entwicklungsbewegungen auf der Erde[1]) überschaut, so stellt sich heraus, dass Das, was das Lebendige dem Todten und Leblosen gegenüber characterisirt, sich vorzugsweise in dreifacher Erscheinungsreihe ausprägt[2]). Zunächst setzt sich alles Lebendige in einen Verkehr mit der Aussenwelt, indem es auf die von dieser ausgehenden Einwirkungen oder Reize reagirt, also Reizreactionsfähigheit, Irritabilität besitzt, ferner aber auch ohne Einwirkung äusserer Reize Orts- und Gestaltsveränderungen vorzunehmen vermag, d. h. spontan beweglich ist. Zweitens spricht sich in den Erscheinungen der Entwicklung, des Wachsthums und der Ernährung das Streben jedes Lebewesens nach Erhaltung seiner Individualität äusseren hemmenden und störenden Einflüssen gegenüber aus. Endlich bezieht sich eine dritte und zur näheren Begriffsbestimmung des Lebendigen äusserst wesentliche Reihe von Erscheinungen auf die Fortpflanzung, die als der wichtigste Factor der organischen Entwicklung sich geltend macht, insofern sie allein inmitten des beständigen Wechsels der Individuen die Erhaltung der Arten möglich macht und dem lebendigen Kleide unserer Erde einen sich gleichbleibenden oder doch nur ausserordentlich langsam sich ändernden Character verleiht.

Da die individuelle Entwicklung zeitlich begrenzt ist und im Tode endigt, so beansprucht die Verrichtung der Fortpflanzung, wiewohl sie ihrer Natur nach sich den Wachsthumserscheinungen unmittelbar anschliesst[3]), eine besondere Stellung. Ist sie es doch, deren Bedeutung über die engen Grenzen der Einzelexistenz hinausgreift und die Erhaltung und Weiterentwicklung des Reichthumes der bestehenden Arten bezweckt. Wenn der Begriff der Zeugung zusammenfällt mit dem Begriffe der Entstehung der organischen Individualität[4]), so

---

[1]) Der „biogenetische Process" Haeckel's.

[2]) vergl. Waldeyer, über die einfachsten Lebenserscheinungen der Organismen (Vortrag in der 2. allgem. Sitzung der 49. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte. 1876) p. 27 u. f.

[3]) Carl Ernst v. Baer, über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Königsberg 1828. Bd. II, p. 4: „Das Wachsthum ist Ernährung mit Bildung neuer Körpermasse — in der That eine fortgesetzte Zeugung, und die Zeugung ist nichts als der Anfang eines individuellen Wachsthumes". —

[4]) Haeckel, generelle Morphologie der Organismen. Bd. II, p. 33.

besteht das Wesen des Fortpflanzungsprocesses im Grossen und Ganzen darin, dass gewisse Elemente vom Organismus sich loslösen, welche für sich allein oder in Vereinigung mit anderen, welche von einem Wesen derselben Art herstammen, zu selbstständigen Individuen mit conservirten specifischen Merkmalen auszuwachsen vermögen.

Insofern die Fortpflanzung die Praeexistenz erzeugender Individuen voraussetzt, ist sie nur eine besondere Art der Zeugung überhaupt, nämlich elterliche Zeugung (Generatio parentalis, Tocogonia). Die dieser gegenüberstehende elternlose Entstehung (Generatio aequivoca s. spontanea, Haeckel's Archigonia, die er wieder in Autogonie und in Plasmogonie zerfallen lässt) mag sich zwar bei der Rückwärtsverfolgung der Abstammungsverhältnisse als eine nothwendige und das Causalitätsbedürfniss befriedigende Annahme herausstellen und wird daher wohl auch zu allen Zeiten und vielleicht nicht nur von Liebhabern dunkler und dunkelster Lebensfragen[1]) erörtert werden, — in den Kreis der vorliegenden Untersuchung soll sie indess um so weniger gezogen werden, als es uns durchaus an jeder directen Beobachtung der Entstehung auch nur einer Zelle ausserhalb eines lebenden Organismus und in Folge dessen auch an jeder präcisen Vorstellung darüber, wie sie oder gar ein multicellulärer Körper unter solchen Umständen entstehen könnte, fehlt[2]).

Die elterliche Zeugung (Fortpflanzung) vollzieht sich in sehr mannigfaltiger Weise. Eine formell und materiell wohl geordnete Uebersicht der einzelnen Arten der Fortpflanzung nach dem gegenwärtigen Stande der gonologischen Forschung zu geben, erweist sich, auch wenn man sich nur auf die Darstellung der einschläglichen Verhältnisse im Thierreiche beschränkt, als eine recht schwierige Aufgabe.

Zunächst aus einem Grunde, der bei so vielen naturwissenschaftlichen Untersuchungen sich geltend macht: die scharfen Disjunctionen, so erwünscht sie uns im Interesse der klaren Durchsichtigkeit einer Materie und der Vermeidung von Missverständnissen im wissenschaftlichen Verkehre sind, erweisen sich stets als etwas namentlich der organischen Natur gegenüber Sprödes und Fremdartiges, das unsere Gedankenarbeit zuerst aus ihr zu abstrahiren, dann aber wieder in dieselbe hineinzutragen sich bemüht; nur zu leicht verfallen wir in den Fehler des aprioristischen Construirens, dessen Resultate dann eine so geringe Congruenz mit den Ergebnissen der sorgfältigen vorurtheilsfreien Beobachtung aufweisen, oder welches — was noch ungleich bedauerlicher ist — zu einer Voreingenommenheit und Verblendung führt, welche das Beobachtete in einer mehr oder weniger willkürlichen Weise ausdeutet und die Lücken der Beobachtung durch gedankliche Combinationen überbrückt[3]).

Auch lässt das Interesse an einer „segensreichen Ordnung“ der erkannten Thatsachen um gewisse theoretische Kernpuncte und die Neigung zu einer typischen Ausgestaltung derselben nur zu leicht vergessen, dass die Natur sich nicht begnügt, zur Erreichung ihrer Zwecke — und namentlich eines so eminent wichtigen wie desjenigen der Erhaltung ihres

---

1) vergl. beispielsweise Haeckel, einstämmiger und vielstämmiger Ursprung. Kosmos, Februarheft 1879. p. 362 u. f.

2) Hofmeister, physiologische Botanik. Bd. II, p. 206.

3) Die Controverse über die Entwicklung der Kalkschwämme (zwischen Haeckel, Metschnikoff, Fr. Eilhard Schulze und Osk. Schmidt) ist in dieser Beziehung ausserordentlich lehrreich.

Formen- und Entwicklungsreichthumes — Variationen über ein paar Themata zu machen, sondern dass sich für sie aus der Veränderung der bewirkenden Ursachen Abweichungen in der Richtung ihrer Wege und Qualitätsdifferenzirungen ihrer Mittel ergeben, hinsichtlich deren sie sich oft durchaus nicht wählerisch erweist. Da nun in Bezug auf solche Veränderungen jedesmal der Satz sich bestätigt, dass keine Einrichtung in der organischen Natur unvermittelt entsteht, so werden die Grenzen zwischen den verschiedenen Fortpflanzungsweisen überall durch Uebergänge und Vermittlungen verwischt, so dass die von uns nachträglich wieder eingezeichneten Unterscheidungslinien immer etwas Willkürliches haben.

Wo es ferner der Natur des menschlichen Verstandes so angenehm und entsprechend wäre, auf dem Wege von dem — für unsere Einsicht — Einfacheren zu dem — nach unserer Meinung — Complicirteren in Einem gleichsam gradlinigen Entwicklungsgange vorwärts oder aufwärts zu schreiten, da bieten sich nicht selten parallele oder stellvertretende oder sich kreuzende oder verschlungene Reihen dar; und wo unser Verstand sich bemüht, deren Elemente zu sondern, wird er auf harte Proben durch die Freiheit gestellt, mit welcher die Natur mit diesen Elementen abwechslungsreiche Combinatorik, ja bisweilen mit dem sich abquälenden Menschengeiste fast grausame Scherze treibt.

Andere Schwierigkeiten ergeben sich aus dem sehr jugendlichen Character ganzer Erkenntnissgruppen, die sich auf das Gebiet der Fortpflanzung beziehen[1]). Man braucht sich nur zu fragen, wie lange reden wir denn von Generationswechsel und Trophogenesis, von Parthenogenesis und Thelytokie und Arrenotokie, von Paedogenesis, von Heterogonie etc., um sofort zu empfinden, dass, so nahe ihrem Ursprunge, diese jungen Ströme neuer Lehren in hohem Grade der Abklärung bedürfen, dass wir gleichsam in einer entwicklungsgeschichtlichen Sturm- und Drangperiode leben, welche nach rastloser Stoffansammlung auf weiten Gebieten, die unter Cultur zu halten, nur einer höchst ausgebildeten Arbeitstheilung gelingt, eigentlich dringend eine Ruhezeit der Sichtung, Durcharbeitung und Concentration um gemeinsame grosse Gesichtspuncte erheischte.

Wie die Einzelarbeiten auf dem Gebiete der Fortpflanzungslehre zu allermeist sich in Aufgaben praecisiren, deren Lösung es mit sich bringt, dass bis an die äussersten Grenzen der Leistungsfähigkeit der optischen Hülfsmittel und der von Jahr zu Jahr sich mehr complicirenden mikroskopischen Technik gegangen werden muss; wie man aus den Publicationen, wenn auch unausgesprochen, nur zu oft die Klage über die unserer Wahrnehmung und Erkenntniss gesteckten Grenzen heraus zu hören vermag, so sind auch für Denjenigen, der die Resultate aller dieser mühseligen Detailforschungen zusammenzufassen versuchen möchte, im Vergleiche zu früheren Zeiten die Schwierigkeiten erheblich gestiegen. Die Litteratur, noch vor etlichen Jahrzehnten in einer verhältnissmässig geringen Anzahl von Zeitschriften gleichsam concentrirt, ist ausserordentlich angeschwollen; das Material, das zur Beantwortung jeder

---

[1]) C. Gegenbaur, die Stellung und Bedeutung der Morphologie. Morphol. Jahrbuch I, 1876, p. 2: „Je jünger eine Wissenschaft ist, desto mannigfaltiger pflegt die Art zu sein, in der sie beurtheilt wird. Für manche bleiben die früheren Standpuncte maassgebend, Andere überblicken nur einen Theil der Peripherie des neuen Gebietes, das wieder von Anderen in verschiedener Ausdehnung angenommen wird".

einzelnen Frage herangezogen werden müsste, verliert sich in zweigwissenschaftlichen Fachjournalen und in von zahlreichen Körperschaften veranstalteten Publicationen, welche in einiger Vollständigkeit selbst wohldotirte öffentliche Bibliotheken nicht mehr darzubieten vermögen. Dazu gesellt sich noch der Uebelstand, dass nicht mehr wie in vergangenen Jahrhunderten der internationale Character der Wissenschaft auch äusserlich durch das Gewand einer internationalen Sprache unterstützt wird [1]).

Wenn nun trotz aller soeben hervorgehobenen Schwierigkeiten in den nachfolgenden Blättern eine Darstellung der verschiedenen Arten der Fortpflanzung im Thierreiche nach dem gegenwärtigen Stande der gonologischen Forschung versucht werden soll, so darf der Verfasser sich wohl der Hoffnung auf eine nachsichtige und wohlwollende Beurtheilung überall da hingeben, wo das, was er hauptsächlich zu erreichen gesucht hat, nämlich Klarheit, Uebersichtlichkeit und Anschaulichkeit, nicht in dem Maasse gewonnen ist, als er selbst es am lebhaftesten gewünscht hätte.

---

[1]) Die Schädigung, welche die Wissenschaft dadurch erleidet, dass nicht einmal mehr ausschliesslich in den vier grossen europäischen Cultursprachen, sondern auch noch in allen anderen Sprachen geschrieben wird, in denen überhaupt wissenschaftliche Production stattfindet, hat neuerlich A. Weismann sehr richtig hervorgehoben anlässlich der nicht genügend beachteten Arbeit P. E. Müller's: „Bidrag til Cladocernes Forplantnings-Historie. Naturhistorisk Tidskrift. Kjöbenhavn 1868—69“ in der Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVIII, p. 97.

I.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung und ihre Arten.

Die elterliche Zeugung ist entweder eine ungeschlechtliche, monogene, agame (Monogonie) oder eine geschlechtliche, sexuelle, digene (Amphigonie). Beiden Arten ist das gemeinsam, dass sie zu einer Neubildung von Individuen durch Wachsthumsproducte führen; der Unterschied beider besteht aber darin, dass in der ungeschlechtlichen Fortpflanzung jedes Individuum, und hätte es auch nur den Formwerth einer einzigen Zelle, für sich allein sich zu vermehren im Stande ist, dass „das Bildungsmaterial, das zum Zwecke der ungeschlechtlichen Vermehrung producirt wird, nicht blos eine keimfähige Anlage ist, sondern schon ein Keim, der sich ohne Weiteres in ein neues Thier verwandelt“ [1], namentlich also ohne voraufgängigen Befruchtungsact [2], während bei denjenigen Thieren, welche sich geschlechtlich vermehren, in Folge einer mehr oder weniger weit gehenden histologischen Arbeitstheilung zweierlei Fortpflanzungszellen entstehen, von denen die weitere Entwicklung erst dann ausgeht, wenn sie sich vereinigt und auf einander eingewirkt haben [3].

So scharf demnach Monogonie und Amphigonie von einander getrennt zu sein scheinen, so verdienen doch schon an dieser Stelle einige Puncte hervorgehoben zu werden, deren Kenntniss davor bewahren mag, die Bedeutung dieses Gegensatzes für die Entwicklungslehre oder gar für die Systematik von vornherein zu überschätzen.

Erstens wird die scheinbar so deutliche Grenze zwischen ungeschlechtlicher und geschlechtlicher Fortpflanzung um vieles unsicherer durch die überdiess oft noch unbeständige Conjugation und Copulation bei vielen niederen Organismen, einen Process der gegenseitigen Beeinflussung zweier Individuen, welcher zwar den geschlechtlichen Fortpflanzungsvorgängen nahe steht, dem aber doch auch wichtige Characteristica derselben fehlen. Zweitens finden wir nicht wenig zahlreiche Thiere mit ziemlich weit gehender Differenzirung ihrer Organe,

---

[1]) Rud. Leuckart, Artikel „Zeugung“ in R. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie. Bd. IV, p. 965.

[2]) Weshalb Nitsche diese Fortpflanzungsweise unicellulär genannt hat, siehe Sitzungsberichte der naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig, No. 7, Juli 1875.

[3]) Nitsche's multicelluläre Fortpflanzung, am angeführten Orte.

die neben der geschlechtlichen Vermehrung auch die ungeschlechtliche aufzuweisen haben. Drittens ist sehr lehrreich die zerstreute Verbreitung der Jungfernzeugung oder Parthenogenesis in höheren und niederen Thiergruppen, einer Fortpflanzungsform, deren Bedeutung und Stellung weiterhin noch untersucht werden wird; und endlich werden wir in der sogenannten Metagenesis eine höchst merkwürdige und häufige Verknüpfung beider Haupt-Fortpflanzungsarten im Entwicklungsgange einer und derselben Species kennen lernen[1].

Da die geschlechtliche Fortpflanzung eine organologische Differenzirung in Einem ganz bestimmten Sinne zur Voraussetzung hat, so wird bei den niedersten thierischen Organismen, welche functionell unterschiedene Organe überhaupt nicht, oder gleichsam nur embryonal besitzen, das Fehlen dieser höheren Zeugungsart leicht begreiflich[2], sowie in der Unbestimmtheit ihrer Organisation auch der Grund zu suchen ist, weshalb die Wege der monogenen Zeugung so verschiedenartig sein können und so weit auseinandergehen, dass allen Arten derselben gemeinsame Merkmale fast nur negativer, gegen die Amphigonie abgrenzender Art sind.

Die mannigfaltigen Formen der monogenen Zeugung lassen sich auf die drei Grundtypen der Theilung, der Knospenbildung oder Sprossung und der Keim- oder Sporenbildung zurückführen. Von diesen stehen die beiden ersteren einander näher als dem letzteren; dieser wiederum besitzt etwas an die Eibildung in der sexuellen Zeugung Erinnerndes, von welcher er sich jedoch dadurch unterscheidet, dass die Sporen weder befruchtungsfähig noch -bedürftig sind.

Die drei Arten der monogenen Fortpflanzung kommen namentlich bei den niederen Thieren vor. Indem z. B. Haeckel das Reich der Protisten als ein Zwischenreich selbstständiger Art zwischen Pflanzen- und Thierreich einzuschalten versucht, wird diese Thatsache zur Characteristik des neuen Reiches mit benutzt[3]. Indessen reicht einerseits die monogene Zeugung viel weiter in der Reihe der Thiertypen aufwärts, wie andererseits Haeckel ja selbst zugiebt, dass einige, wenn auch nur „wenige“ Protisten sich bereits zur Form der geschlechtlichen Zeugung erheben.

Was in diesen Erfahrungen auf den ersten Blick Befremdliches liegt, schwindet, wenn man erkennt, dass man in ihnen nichts anderes als eine Bestätigung des v. Baer'schen Grundgesetzes[4] vor sich hat, wonach der Typus von der Stufe der Ausbildung durchaus verschieden ist, so dass derselbe Typus in mehreren Stufen der Ausbildung bestehen kann, und umgekehrt, dieselbe Stufe der Ausbildung in mehreren Typen erreicht wird.

Eine genauere Beschäftigung mit den Formen der monogenen Zeugung erscheint um so nothwendiger, als wir hoffen dürfen, dass grade sie, vor allem die Theilung, dann aber auch die Knospenbildung, uns werthvolle Aufschlüsse über das Wesen der Fortpflanzung

---

[1]) Vergl. E. Haeckel, über die Wellenzeugung der Lebenstheilchen oder die Perigenesis der Plastidule (Vorträge aus dem Gebiete der Entwicklungsgeschichte, 2. Heft 1879), p. 53 und 59.

[2]) cf. Gegenbaur, Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 2. Aufl. 1870, p. 109.

[3]) Haeckel, Reich der Protisten. 1878, p. 64.

[4]) C. E. v. Baer, über Entwicklungsgeschichte der Thiere. 1828. Bd. I, p. 208; vergl. übrigens auch p. 207, 230 u. 231.

überhaupt geben und uns zum Verständniss der viel verwickelteren und schwierigeren geschlechtlichen Zeugung hinüberleiten werden.

Die Frage, welche Momente auf das Zustandekommen der monogenen Fortpflanzung hinwirken, sind wir in einer erschöpfenden Weise zu beantworten bis jetzt zwar gänzlich ausser Stande, doch können namentlich in Bezug auf die Theilung und Knospung einige Puncte hervorgehoben werden.

Da bei den niederen Thieren, bei denen die Theilung und die Knospung vorzugsweise vorkommen, eine Reihe von Functionen, denen bei den höheren Thieren einzelne innere Organe und ganze Organensysteme dienen, von der gesammten Oberfläche des Körpers ausgeübt werden, so ist in einem gewissen Grade wenigstens leicht verständlich, was bei fortschreitendem Wachsthume eines Individuums auf Theilungs- und Knospungsvorgänge hintreibt: es ist dies das eben durch das Wachsthum veränderte Verhältniss zwischen der Grösse der Körpermasse und der Ausdehnung der Oberfläche. Während nämlich die Oberflächen jugendlicher und durch Wachsthum vergrösserter Individuen sich wie die Quadrate homologer Körperachsen verhalten, verhalten sich ihre Volumina wie die dritten Potenzen derselben. Das bedeutet, dass in dem Maasse, als das Thier wächst, das Verhältniss zwischen der so mannigfache wichtige Functionen ausübenden Oberfläche desselben zu seiner zu erhaltenden, zu bewegenden, mit Wahrnehmungen zu versorgenden Körpermasse ein ungünstigeres wird. Es tritt daher in dem Organismus eine Tendenz zur Oberflächenvergrösserung und zur Massentheilung, zur Bildung von Höhlungen und Hervorragungen ein, die schliesslich, sowie einerseits in der Arbeitstheilung durch besondere Organe, namentlich in Bezug auf die vegatativen Functionen, so andererseits in Theilungs- und Sprossungsvorgängen, d. h. in der Fortpflanzung, ihren Ausdruck findet[1]). Auch mag bei zunehmender Grösse sehr einfacher Organismen, die besonderer und mitwachsender Stützorgane entbehren, die Cohäsionskraft der anwachsenden Protoplasmamasse nicht mehr ansreichend sein, um dieselbe einheitlich zusammenzuhalten[2]), und so ein Streben nach Zerfall sich einstellen, das zu der einen oder anderen Art der monogenen Zeugung hintreibt. Denn wir dürfen nicht ausser Acht lassen, dass eine jede Organisation zunächst nur für eine bestimmte Körpergrösse passt und keineswegs auf eine beliebig wachsende Masse übertragen werden kann. Wird die Grössengrenze überschritten, so muss sich das gegenseitige Verhältniss der Massentheilchen in einer Weise ändern, dass dadurch leicht eine Trennung in mehrere einzelne Systeme oder auch Individuen herbeigeführt werden kann[3]).

Indessen können diese freilich einfachen Erklärungsweisen keineswegs als ausreichend angesehen werden; ganz abgesehen davon, dass wir monogene Fortpflanzungsvorgänge bei einer und derselben Art an Individuen jeglicher Grösse und jeglichen Alters sich vollziehen sehen, bleiben auf diese Weise zahlreiche wichtige Fragen und Puncte ganz unerörtert, z. B. weshalb unter den angeführten Umständen nicht die Lebensenergie des Thieres überhaupt gebrochen wird, ja, wie es komme, dass dieselbe sich sogar in solchen kritischen Perioden,

---

[1]) cf. C. Claus, Grundzüge der Zoologie. 4. Aufl. 1879, p. 24.
[2]) cf. Haeckel, Wellenzeugung etc. p. 54.
[3]) Leuckart, Zeugung, p. 976.

in denen obenein noch für die Einleitung der Vermehrungserscheinungen sicherlich ein beträchtlicher Kräfteverbrauch und oft auch Substanzverlust stattfindet, zuweilen ganz erheblich gesteigert zeigt.

Vermögen wir somit keineswegs überall und in befriedigender Weise die Gründe des jeweiligen Verlaufes der Erscheinungen der monogenen Zeugung darzulegen, so ist dagegen um so klarer einzusehen, wie dieselbe sich hinsichtlich der durch sie zu lösenden Aufgabe verhält. Indem sie das ganze Zeugungsgeschäft vereinfacht, indem sie nicht das Zusammenwirken geschlechtlich differenzirter Factoren in für ihre Zwecke geeigneter Disposition erfordert und das ganze, beträchtliche physische Anspannungen erfordernde Geschlechtsleben im engeren Sinne des Wortes ausschliesst, hält sie mit weiser Sparsamkeit die für die Propagation verfügbar werdenden Mittel der Organismen zusammen und verwendet sie ausschliesslich und unmittelbar für diesen Zweck. Nicht allein, dass sie jedem, auch dem in Vereinsamung gerathenen Lebewesen gestattet, sich unter sonst günstigen äusseren Bedingungen in den Dienst der Erhaltung der Art zu stellen, und somit die letztere auf breiterer Grundlage sichert, ist sie auch durch ihre Oekonomie die ungleich ergiebigere; und wo die Opfer, welche die sexuelle Fortpflanzung erheischt, unerschwinglich sind oder werden, und in Folge dessen Sterilität und Verödung eintritt, da erscheint jener Zeugungsmodus im höchsten Grade bedeutungsvoll durch den Reichthum blühenden Lebens, dem er selbst dann noch durch einfachste Mittel zum Dasein zu verhelfen vermag.

A. Die Theilung.

Die drei oben hervorgehobenen Arten der monogenen Zeugung sind nichts anderes als gradweise Abstufungen eines ihnen allen zu Grunde liegenden Verhältnisses, nämlich des Ueberganges oder der Fortsetzung eines Theiles von Einem Organismus in einen zweiten neuen[1]. Verschieden ist in ihnen blos der Werth des Exponenten dieses Verhältnisses, mit anderen Worten, die relative Grösse des mit allen oder einigen Grundanlagen des Elternthieres ausgestatteten Stückes desselben, das unmittelbar in die Neubildung des Descendenten eingeht. Am beträchtlichsten ist dieser Antheil des Tochter-Organismus an dem ursprünglichen bei der Theilung (Divisio s. Generatio fissipara s. Schizogenesis). In dieser beträgt er in der Mehrzahl der Fälle die annähernd genaue Hälfte des ursprünglichen Organismus; ist dieser radiär nach der Grundzahl n gebaut, $\frac{1}{n}$ desselben oder ein Multiplum davon; in gewissen in der Folge zu besprechenden Fällen rasch auf einander folgender (n) Theilungen, die bis zu den sogenannten „kleinsten“ Zerfallsformen fortschreiten, $\frac{1}{2^n}$.

In dem normalen Verlaufe der Existenz von ausschliesslich durch Theilung sich vermehrenden Organismen gibt es daher kein Sterben; als ob der Tod hier seine Macht verloren hätte, ergiessen sich von jedem auf der Höhe seiner Entwicklung angelangten Organismus aus continuirliche, zumeist dichotom verzweigte Lebensströme ins Unendliche; wo die

---

[1]) Gegenbaur, vergleichende Anatomie p. 67.

äusseren Existenzbedingungen günstig bleiben, und der Kampf um's Dasein nicht seine Opfer fordert, bleiben wir hier von dem Anblick zerfallender Ueberreste verschont; nur in den mit accessorischen Erscheinungen (Encystirung etc.) verknüpften Entwicklungsgängen würden wir „entseelten Hüllen" im eigentlichen Sinne des Wortes begegnen, nämlich den Bruchstücken sich auflösender Cysten und ähnlicher Bildungen, gleichsam den gesprengten Schlummerstätten latent gewesenen und neu erstandenen Lebens.

Diese Continuirlichkeit der Existenzen geht so weit, dass wir, wie Nitsche[1]) ganz richtig hervorgehoben hat, eigentlich bei einem Theilungsvorgange weder Elternthier noch Descendenten unterscheiden können, da das mit jenem Terminus zu bezeichnende Individuum mit seinem Zerfall in zwei oder mehrere jugendliche Formen zwar zu existiren aufhört, aber doch nicht stirbt.

Die wahrnehmbaren Vorgänge, die bei einer Theilung auftreten, pflegen folgende zu sein: Als erstes an der Aussenseite des Thieres sichtbar werdendes Zeichen der beginnenden Theilung erscheint eine dasselbe rings umziehende, an Deutlichkeit und Tiefe allmählich zunehmende Furche oder Einschnürung, deren Entwicklung eine innere Decentralisation parallel läuft oder vielmehr in ihren Anfängen, d. h. in der Anlage der neuen Wachsthumsmittelpuncte, vorauseilt. Wenn diese nach innen gerichtete Einbiegung bis zur gänzlichen Abschnürung und Loslösung der Theile fortschreitet, so haben wir in den freigewordenen jugendlichen Individuen das Resultat einer vollständigen Theilung (Divisio s. Schizogenesis completa) vor uns. Gelangen die Theile dagegen nicht zu einer vollständigen Sonderung, verharren dieselben vielmehr in einem einerlei wie gearteten Concrescenzstadium, so war der Fortpflanzungsact eine unvollständige Theilung, eine Divisio incompleta, welche den Anfang eines Thierstockes liefert, der durch Wiederholungen des Processes, der ihn gründete, sich weiter und weiter ausbauen und an Grösse und Zahl der verbundenen Individuen zunehmen kann. So entstehen maulbeerartige organische Verbände, wie etwa bei den Traubenmonaden (Uvella etc.), oder baum-, strauch- oder rasenartige Thiercolonien von unbestimmter Grösse, wie bei vielen Anthozoën.

Welcher Art aber die Theilung auch sein mag, im Allgemeinen sind die Producte eines Spaltungsactes gleichaltrig, von nahezu oder genau gleicher Grösse und morphologisch wie physiologisch gleichwerthig, wenngleich zugegeben werden muss, dass, je reichere Differenzirung der der Theilung unterworfene Organismus besass, ein um so längerer Zeitraum erforderlich ist, bis das junge Thier die vom ursprünglichen übernommenen histologischen Elemente, die durch den Theilungsprocess gleichsam derangirt und deformirt worden sind, regenerirt und vervollständigt und so völlige Uebereinstimmung mit dem ursprünglichen Organismus wieder erreicht hat. Wie in diesen Ergänzungen eine unverkennbare Anknüpfung an das Reproductionsvermögen verloren gegangener Theile bei den höheren Thieren gegeben ist, so bilden, wie weiterhin noch specieller ausgeführt werden wird, eine Anzahl anderweitiger Anomalien, namentlich steigende Volumdifferenz der Theilungsproducte, Ueber-

---

[1]) Hinrich Nitsche, Beiträge zur Kenntniss der Bryozoën (C. Allgemeine Betrachtungen). Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XXV. Supplement. p. 394 u. f.

gänge zu anderen Arten monogener Zeugung, insbesondere zur Sprossenbildung, denn auch bei dieser bleibt das Stammindividuum keineswegs immer intact.

Auch in anderer Beziehung zeigen die beobachteten Theilungsvorgänge gelegentlich erhebliche Abweichungen von dem begrifflichen Schema. — In der Regel tritt ja die Theilung, ebenso wie die meisten übrigen Fortpflanzungsarten, nicht eher ein, als bis nach Erreichung eines gewissen Grades von körperlicher Vollendung die Ablagerung überschüssigen Bildungsmateriales beginnt, das zu Neubildungen verwendbar ist. Diese normale Theilung würde als orthogenetische Theilung zu bezeichnen sein. Indessen sind solche Fälle keineswegs selten, in denen Individuen zur Vermehrung schreiten, die noch weit hinter der normalen Grösse und dem gewöhnlichen Zeugungsalter zurück sind, ja, die selbst erst soeben aus einer Spaltung hervorgegangen sind; beispielsweise haben R. Hertwig und Lesser einen Fall von Heliocystis pellucida beschrieben und abgebildet, in welchem sich die Theilung an einem Individuum vollzogen hatte, welches noch auf einem kleinen Stiele befestigt war und noch keine Schale besass [1]. Solche Theilungen auf jugendlichem Stadium würde man als paedogenetische den orthogenetischen zur Seite zu stellen haben.

Wichtiger als die Unterscheidungen zwischen vollständiger und unvollständiger, zwischen orthogenetischer und paedogenetischer Theilung sind diejenigen, die sich aus der Zahl der entstehenden Theilproducte und aus der Lage der Trennungsflächen zu der Anordnung der sich theilenden Organismen ergeben.

Die Beachtung dieser Momente führt uns zu folgender Gruppirung der Theilungsvorgänge: jede Theilung kann zunächst Zweitheilung oder radiale Theilung, im ersten Falle aber wieder eine unbestimmte, eine Quer-, eine Längs- oder eine diagonale Theilung sein [1].

Der Character der Zweitheilung (Divisio bifida s. Dimidiatio) bedarf keiner ausführlichen Begründung; er liegt in dem Namen. Aber ein Anderes ist es, das, ehe in eine genauere Darstellung ihrer einzelnen Arten eingetreten wird, an dieser Stelle allgemein darzulegen ist.

Es ist oben bereits hervorgehoben worden, dass den äusseren Theilungserscheinungen innere theils voraufgehen, theils parallel laufen, namentlich die Ausbildung zweier Bildungscentra. Dieser Vorgang ist bei den höher entwickelten, aber noch an der Theilung participirenden Thieren nicht immer deutlich zu verfolgen, wenn überhaupt sichtbar. Da aber eine grosse Zahl der durch Zweitheilung sich vermehrenden Organismen sehr einfach gebaut ist, und viele nur den Formwerth einer Zelle haben, so reducirt sich die Frage nach dem Auftreten neuer Bildungscentra auf die engere nach dem Verhalten des Zellkernes bei der Zweitheilung.

Es ist noch nicht so gar lange her, dass man die Vorgänge bei der Vermehrung der Zellen (und darauf läuft doch jede Neubildung hinaus) in eine gewisse Parallele stellte mit den Erscheinungen, die bei der Bildung der Krystalle zur Wahrnehmung gelangen, wohl

---

[1]) R. Hertwig und E. Lesser, über Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. X. Supplement. 1874. p. 227. Tafel V, Fig. 5b.

[2]) cf. Haeckel, gener. Morphol. d. Organism. II, p. 39—44.

geleitet von dem Gedanken, dass die Krystalle eben die Individuen der anorganischen Natur sind und auf dem Gebiete der Anorganologie eine ähnliche (aber doch nicht dieselbe) Rolle spielen, wie die einzelnen Thier- und Pflanzenformen in dem Bereiche der organischen Natur. Man dachte sich die Zellen aus einer gewissen Bildungsflüssigkeit (dem „Cytoblastem") sich so ausscheidend, wie die Krystalle aus gesättigten Lösungen. — Es ist hier nicht der Ort, auf die Einzelnheiten der Entwicklung der Zelltheorie einzugehen. Wie die Sachen jetzt liegen, kann nach den Resultaten der unermüdlichen und genauen Untersuchungen namentlich Auerbach's, O. Bütschli's, R. u. O. Hertwig's, Fr. Eilhard Schulze's, Strasburger's u. A. der Streit über die Rolle des Nucleus bei der Zelltheilung wohl als dahin ausgetragen angesehen werden, dass durchaus von letzterem der Anstoss zu den Theilungsvorgängen ausgeht, der sich dann weiter auf den von ihm abhängigen Protoplasmaleib ausdehnt. Der Kern streckt sich zunächst und nimmt eine spindelförmige Gestalt an: diese geht in eine hantelförmige (wie sie Auerbach treffend genannt hat) über. Die bandförmige, oft gekrümmte Verbindung der beiden verdickten Pole des Kernes ist, indem sie denselben mit einer beträchtlich vergrösserten Oberfläche ausstattet, sicherlich keineswegs bedeutungslos; die auf diese Weise gesteigerte Imbibitionsfähigkeit des Kernes erklärt es, weshalb während der beschriebenen Wandlungen desselben in vielen Fällen ganz unzweifelhaft eine Vermehrung der Masse des Nucleus stattfindet. Um die verdickten Enden desselben gruppirt sich dann die Protoplasmamasse in einer Weise, die einen im Uebrigen vielleicht bedeutungslosen Vergleich nahe legt: der gestreckte Kern gleicht einem Magnetstabe, die verdickten Enden den Polen, das um die neuen Bildungscentra sich gruppirende Protoplasma den Eisenfeilspänen in der bekannten Anordnung. Mit dem allmählichen Schwinden der sich ausziehenden Verbindungsbrücke zwischen den beiden Hälften des Nucleus ist dann auch der Impuls gegeben zum Weitereinschneiden der Trennungsfurche und zur definitiven Abschnürung der beiden jungen Individuen. — Die Klarlegung dieser Vorgänge einfachster Vermehrung ist offenbar von der grössten Bedeutung; können wir uns jetzt auch noch nicht rühmen, das Spiel der Kräfte, welches in ihnen zum Ausdrucke gelangt, auf rein mechanische Grundlage zurückführen zu können, so dürfen wir doch hoffen, „dass eine genauere und noch mehr ausgedehnte Kenntniss von den Theilungsprocessen thierischer und pflanzlicher Zellen uns später erlauben wird, auch in den physikalischen Vorgang der Zelltheilung tiefer einzudringen" [1].

Bei den Anaxonien [2] (d. h. Thieren mit axenlosem, gänzlich irregulärem Körper, „Klumpen"), ferner bei den Homaxonien (Thieren mit unendlich vielen gleichen Axen, „Kugeln") und bei den Polyaxonien (Formen mit zahlreichen gleichen Axen ohne „Kreuzaxen") ist kein Grund einzusehen, weshalb bei der Theilung die Trennungsebene in anderer Weise bestimmt sein sollte, als dass sie durch den ungefähren Mittelpunct der Masse geht; im Uebrigen ist ihre Lage eine gänzlich unbestimmte.

---

[1]) Oskar Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. 1876. Morphologisches Jahrbuch I, p. 418.

[2]) E. Haeckel, Gener. Morphol. d. Organismen. I. Bd. XIII. Cap. System der organischen Grundformen, p. 400 u. f., oder auch I. Bd., p. 555—558.

Daher ist die erste, bei vielen morphologisch soeben characterisirten Protozoën vorkommende Art der Zweitheilung die unbestimmte Theilung (Divisio indefinita, Haeckel's „Stücktheilung"). Eine anschauliche Schilderung einer solchen von Anfang bis zu Ende beobachteten unbestimmten Theilung finden wir z. B. in den Rhizopodenstudien von Franz Eilhard Schulze [eine Amoebenform, Amoeba polypodia Max Schultze, betreffend[1]], welche hier auszugsweise mitgetheilt werden mag.

Der ursprünglich ziemlich kugelige Kern nimmt eine länglich ovale Gestalt an, streckt sich und erhält eine mittlere flache Einschnürung. Die kolbig verdickten Enden entfernen sich weiter von einander und sind bald nur noch durch eine fadenartige Brücke verbunden, welche endlich zerreisst. Während der Zeit, in welcher die Theilung des Kernes erfolgte (ca. 1½ Minute), veränderte sich der Körper der Amoebe nicht wesentlich; vielmehr erfolgt nun erst eine mässige Streckung in der Richtung des verschwundenen Kernbandes, sowie eine zu dieser rechtwinklig stehende Einschnürung. Die ursprünglich einfache Vacuole, welche während der Kerntheilung von der Mitte aus der einen Kernhälfte gefolgt war, wird nunmehr deutlich kleiner, während in der Umgebung der anderen Kernhälfte mehrere kleinere Vacuolen auftreten. Durch zunehmendes Schwinden wird die Brücke zwischen beiden Amoebenkörperhälften, die während des ganzen Vorganges durchaus frei von den übrigens reichlich vorhandenen und lebhaft thätigen Pseudopodien bleibt, zum Faden und reisst endlich, worauf statt des einen ursprünglichen Thieres zwei unter sich ziemlich gleich grosse Amoeben, beide ähnlich der ersten, nur etwas kleiner, nach entgegengesetzter Richtung auseinanderkriechen. Die Körpertheilung hatte etwa 8½ Minuten, der ganze Zerfall also 10 Minuten in Anspruch genommen. — Wie hier gleich bemerkt werden mag, haben andere Forscher ähnliche Zahlen auch bei anderen Arten der Zweitheilung beobachtet, z. B. Auerbach 20—30 Minuten bei Ascaris und Strongylus, Waldeyer mehrfach ziemlich genau 7 Minuten bei Infusorien[2]) etc.

Wenn an demselben Organismus zwei Zweitheilungen sich fast gleichzeitig und zwar derartig vollziehen, dass die Theilungsebene des zweiten Theilungsactes rechtwinklig zu der des ersten steht, so kann der Eindruck entstehen, als wenn das Thier eine Viertheilung erlitte, wie solche z. B. an Gloidium quadrifidum[3]) beobachtet worden ist.

Wenn in einem gewissen Stadium der oben geschilderten Theilung von Amoeba polypodia zwei getrennte Kerne in einer noch gemeinsamen Protoplasmamasse zu sehen sind, so liegt umgekehrt der Schluss nahe, alle mehrkernigen Zellen und Protozoën als in Theilungszuständen begriffen anzusehen, und in der That ist diese Anschauung eine weit verbreitete und geläufige. Indessen hat Bütschli sehr lebhaft seine Zweifel an der Richtigkeit dieser

---

1) Franz Eilhard Schulze, Rhizopodenstudien. II. Beobachtung einer Kerntheilung mit nachfolgender Körpertheilung bei Amoeba polypodia Max Schultze. Archiv für mikroskopische Anatomie. XI. Bd., 1875, p. 592—595.

2) Waldeyer, über die einfachsten Lebenserscheinungen der Organismen, p. 34.

3) N. Sorokin, über Gloidium quadrifidum, eine neue Gattung aus der Protistengruppe. Morph. Jahrbuch IV, 1878, p. 399—402. Tfl. XX.

Auffassung ausgesprochen[1]. Während er indessen die Frage nach der Bedeutung mehrkerniger Zellen noch nicht für spruchreif hält und nur vor vorschnellem Generalisiren warnt, geht E. van Beneden[2] weiter, spricht den mehrkernigen Zellen jede Bedeutung bei der Zellvermehrung ab und leitet die Mehrkernigkeit aus einem einfachen Zerfall des Zellkernes (Fragmentation) ohne weitere Folgen ab.

Bei denjenigen Thieren, deren Körperbau eine deutliche Längs- oder Hauptaxe zeigt („Protaxonien" Haeckel's), wird bei der Vermehrung durch Theilung zumeist entweder Längs- oder Quertheilung eintreten.

Die Längstheilung (Divisio longitudinalis) ist dadurch ausgezeichnet, dass sie namentlich bei einem nach den Polen einer Längsaxe, also nach vorn und hinten differenzirten Körperbau es ermöglicht, die Theilungsproducte in gleicher Weise mit den Anlagen des elterlichen Organismus auszustatten, indem die auftretende Trennungsfläche durch die Längsaxe geht. Lässt der betreffende Organismus auch noch den Unterschied einer Dorsal- und einer Ventralseite erkennen, so bestimmt sich die Theilungsebene noch weiter dahin, dass sie zum Dorsoventralschnitte wird. Hat der Organismus nur den Formwerth einer Zelle, so hat die Längstheilung eine Querlagerung des Nucleus und eine Ausbildung der neuen Zellcentra in einer zur Längsaxe senkrechten Richtung zur Voraussetzung. Ist die Längstheilung zugleich eine unvollständige, bleiben die Theilproducte am Vorder- oder Hinterende mit einander verbunden, so entstehen gabelästig getheilte Colonien. Diese Modification der Längstheilung könnte als Gabelung oder Dichotomia bezeichnet werden, welchen Namen Haeckel auf die Längstheilung überhaupt anwendet und als Synonym zur Divisio longitudinalis gebraucht[3]. Für den Fall dichotomer Vermehrung ist auf diejenigen Merkmale, die jede Theilung zu ihrer Characterisirung erfordert, nämlich auf eine mindestens annähernde Volumgleichheit und Gleichwerthigkeit der Theilungsproducte, um so mehr zu achten, als eine Vernachlässigung dieser Bedingungen zu Verwechslungen mit sehr ähnlichen Knospungsvorgängen führen kann. Dies wird um so leichter der Fall sein, als einerseits in der That vielleicht zahlreiche intermediäre Entwicklungen stattfinden, andererseits aber man nicht immer in der Lage ist, den ganzen Vorgang von Anfang bis zu Ende verfolgen zu können, sondern gezwungen ist, nach einzelnen, vielleicht unvermittelten Bildern sich ein Urtheil über die Natur des vorliegenden Fortpflanzungsprocesses zu bilden. So werden beispielsweise vielfach die Vorticellinen als Paradigmen zur Längstheilung aufgeführt[4], während wir es bei ihnen doch wohl unzweifelhaft theils mit wahrer Knospung, theils mit „knospenförmiger Con-

---

[1]) Zuerst in einer vorläufigen Mittheilung, Zeitschr. für wissenschaftl. Zool., Bd. XXV., p. 207, später in ausführlicherer Weise anlässlich seiner Publication: „Zur Kenntniss des Theilungsprocesses der Knorpelzellen". Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIX, p. 208--210.

[2]) In seiner Abhandlung: Recherches sur les Dicyemides (Bulletins de l'Acad. roy. de Belgique. 2 m. sér. t. XLI 6 u. t. XLII 7. 1876).

[3]) Haeckel, Gener. Morphol. d. Organismen. II, p. 39.

[4]) Giebel, die Fortpflanzungsweisen im Thierreiche. Tagesfragen aus der Naturgeschichte. 3. Auflage, 1859. p. 218. — Auch Haeckel, gener. Morph., II, p. 40.

jugation“ zu thun haben [1]). Wohl aber finden wir den in Frage stehenden Theilungsmodus in anderen Abtheilungen, z. B. bei gewissen Radiolarien, bei Anthozoën (Madreporarien, Zoantharien, Turbinoliden, Astraeiden). In Bezug auf die monozoën Radiolarien haben wir die schönen auf die Tripyleen bezüglichen Beobachtungen longitudinaler Theilung von R. Hertwig [2]). Bei diesen zerfällt zuerst der Kern in zwei Stücke, dann entsteht eine Ringfurche, die sich einerseits zwischen den beiden Nebenöffnungen hinzieht, anderentheils die Hauptöffnung halbirt; dieselbe vertieft sich mehr und mehr am aboralen Pole und trennt, von hier aus nach dem oralen Pole vordringend, schliesslich die Centralkapsel mitten durch in zwei symmetrische Hälften. Dem entsprechend begegnet man 1) Thieren mit einer Centralkapsel, aber mit zwei Kernen; 2) Thieren mit bisquitförmiger Centralkapsel, doppeltem Kern und unvollkommen getrennter Hauptöffnung; 3) Thieren mit zwei an der Hauptöffnung noch zusammenhängenden Centralkapseln; endlich 4) Thieren mit zwei völlig getrennten Centralkapseln.

Nach erfolgter Längstheilung findet die weitere Ausgestaltung der noch unfertigen histologischen Gebilde oder vorübergehend deformirten Organe in einer Weise statt, die wie alle Wachsthumserscheinungen sich vollzieht und, wie bereits früher angedeutet, grosse Aehnlichkeit mit der Reproduction verloren gegangener Theile in manchen höheren Abtheilungen hat.

Anhangsweise mag hier des seltenen Falles Erwähnung gethan werden, dass durch Längstheilungen Drei- und Viertheilstücke entstehen. Fresenius [3]) hat solche bei Lecythium hyalinum R. Hertw. und Lesser (Arcella hyalina Ehr.) beschrieben, bei denen die Schale in gleicher Weise eingeschnürt wurde, wie die Oberfläche des Protoplasma, bis schliesslich zwei Schalen aus den beiden Hälften einer Schale entstanden; diese für die nahe histologische Verwandtschaft der Schalenbildungen mit der Cuticula sprechenden und namentlich aus diesem Grunde höchst interessanten Beobachtungen sind neuerdings von R. Hertwig [4]) bestätigt worden.

Viel häufiger als die Längstheilung findet bei den „Protaxonien“ die Quertheilung (Divisio transversa) statt. Sie ist wahrscheinlich der häufigste unter allen Theilungsvorgängen überhaupt. Bei den einzelligen Organismen geht der Bildung der Abschnürungsfurche Streckung des Nucleus in der Richtung der Längsaxe, d. h. des intensivsten Wachsthumes, voraus, der dann die bekannten Umformungen des Kernes zu bisquitförmigen, hantelförmigen Gestalten etc. folgen. Die Bildung einer inneren Scheidewand zwischen den entstehenden Theilen, die, wie die Ebene der Ringfurche, senkrecht zur Längsaxe annähernd im Halbirungspuncte derselben liegen müsste, ist wohl kaum überall da erwiesen, wo sie angenommen wird; die nach innen gerichtete Einbiegung erscheint gewiss oft, wenn der Augenpunct in ihrer

---

1) Th. W. Engelmann, über Entwicklung und Fortpflanzung von Infusorien. Abschnitt II und III. Morphol. Jahrbuch I, 1876, p. 578 u. 582 etc.

2) R. Hertwig, der Organismus der Radiolarien. 1879, p. 128 u. f. Namentlich sind die schönen Figuren 2 u. 11 auf Tafel X für die in Frage stehende Erscheinung höchst instructiv.

3) Abhandlungen der Senckenbergischen Gesellschaft. Bd. II.

4) R. Hertwig, über Podophrya gemmipara nebst Bemerkungen zum Bau und zur systematischen Stellung der Acineten. Morphol. Jahrbuch 1876, I, p. 63—64.

Ebene liegt, wie eine trennende Wand, während diese sicherlich wenigstens in allen den Fällen nicht existirt, wo sie die noch nicht getrennte Kernmasse zu durchsetzen scheint. Die Quertheilung tritt aber nicht nur bei Infusorien, Rhizopoden etc. auf, sondern wir begegnen ihr in reiner Form noch in viel höher stehenden Abtheilungen, so beispielsweise bei der von Greeff beschriebenen und als „eine marine Stammform der Coelenteraten“ bezeichneten Protohydra Leuckarti[1]). Die Abschnürungserscheinungen erfolgen, während das Thier anfangs wenigstens unverändert seine gewohnten Bewegungen ausführt, auch hier in der gewöhnlichen Weise durch eine Furche, die allmählich tiefer eindringt und zu vollständiger Abschnürung der beiden Hälften führt, welche dann unter sich und mit dem Mutterthier nach Form, Bau und Lebensäusserungen vollständig übereinstimmen. Die Art aber, wie die Bewegungserscheinungen sich ändern, ist von hohem Interesse. Anfangs haben die Bewegungen der Hälften des in der Theilung begriffenen Thieres noch einen einheitlichen Character, d. h. sie erfolgen so, als ob sie von Einem Willen, resp. von Einem Individuum ausgingen. Sobald aber die Einschnürung eine gewisse Tiefe erreicht hat, führt jeder Theil selbstständig seine Bewegungen aus, ohne dass indessen die gegenseitige Abhängigkeit des noch verbundenen Paares aufgehoben wäre. Die Bewegungen des einen Theilproductes sind vielmehr denen des anderen vollkommen conform und ebenso synchronisch. Streckt das eine sich in die Länge, so thut dies das andere in derselben Weise, in derselben Ausdehnung und in derselben Zeitdauer; dasselbe geschieht bei der Zusammenziehung, bei der auch beim Einzelthier häufig beobachteten kugligen Auftreibung des Vorderendes, genug, die Gestalt des einen Thieres ist immer genau die des anderen, bis endlich die Ablösung der beiden Individuen, die durch die fortwährenden Bewegungen merklich gefördert wird, das Abhängigkeitsverhältniss vollständig beendet.

Auch Auflösungen ganzer Colonien nach dem Principe der Quertheilung sind bekannt. So hat R. Hertwig[2]) dergleichen Erscheinungen an den von einer gemeinsamen Gallertmasse umschlossenen Colonien von Sphaerozoiden beobachtet. Die Gallertklumpen streckten sich wurmförmig (also nach einer Längsaxe) und zerfielen durch zahlreiche Einschnürungen in eine perlschnurartige Kette von rundlichen Stücken, welche sich nach einander ablösten.

Da der sich quertheilende Organismus jedesmal in ein vorderes und ein hinteres Stück zerfällt, so wird mit der zunehmenden Differenzirung seines Baues in höheren Gruppen, die noch an dieser Art monogener Zeugung participiren, auch die anatomische und physiologische Aehnlichkeit der Theilproducte immer geringer, der Werth der durch das Nachwachsen zu ergänzenden oder ganz neu anzulegenden Organe, die Zeit, die deren Ausbau erfordert, die Fähigkeit zu weiterer Vermehrung immer mehr verschieden. In dem Grade, als die Ergänzungen der Organe sich vollständigen Neubildungen nähern, namentlich aber in dem Maasse, als das Wachsthum nach beiden Polen der Längsaxe ungleichmässig wird und einen

---

[1]) R. Greeff, Protohydra Leuckarti. Eine marine Stammform der Coelenteraten. Zeitschrift für wissensch. Zool. Bd. XX, p. 49—50.

[2]) R. Hertwig, der Organismus der Radiolarien. 1879, p. 129.

unipolaren Character annimmt, geht die Quertheilung allmählich in wahre Knospung oder Sprossenbildung über. So gibt es zwischen diesen beiden Arten der ungeschlechtlichen Zeugung zweideutige Zwischenstufen, wie sie beispielsweise die durch die Mannigfaltigkeit der an ihnen sich vollziehenden Theilungsvorgänge sich auszeichnenden Oxytrichinen darbieten. Bei mehreren derselben, zuerst bei Stylonychia mytilus und an Histrio, später bei vielen verwandten Arten, hat Sterki[1]) gefunden, dass die an ihnen sich vollziehende ungeschlechtliche Fortpflanzung gar keine Quertheilung im genauen Sinne dieses Terminus mehr ist. Der vordere Theil bleibt, unter Eingehung gewisser Veränderungen, im Wesentlichen derselbe, während der hintere zum Sprössling sich entwickelt und ablöst. Der übrig gebliebene vordere Theil bildet sich verhältnissmässig schnell und einfach wieder aus und producirt bald aus seinem hinteren Theile einen neuen Sprössling u. s. f. Dieser Vorgang nähert sich also durchaus einer terminalen Sprossung, denn das Mutterthier erhält das neugebildete Hinterende keineswegs zum bleibenden Ersatze, sondern zur Bildung neuer Nachkömmlinge. — Noch weniger können die wiederholten Abschnürungen am aboralen Pole bei manchen Würmern, z. B. bei Syllis prolifera Quat., noch als Quertheilungen in Anspruch genommen werden, wie dies zuweilen geschieht; sie sind eben unzweifelhaft terminale Knospungen.

Bildet die Theilungsebene einen schiefen Winkel mit der Längsaxe des sich theilenden Thieres, so haben wir es mit einer diagonalen Theilung (Divisio diagonalis) zu thun. Wie diese einerseits erhebliche Gestaltsverschiedenheiten der Theilungsproducte namentlich hinsichtlich ihrer Körperenden und in Folge dessen zum Zwecke der Erreichung der definitiven Gestalt tiefer greifende Veränderungen nach der Trennung bedingt, so hat sie andererseits, indem sie nicht peripherisch beginnt und von allen Seiten gegen die Axe vordringt, sondern nur von einer Seite allmählich über die Mitte nach dem anderen Endpuncte des grössten Durchmessers der Trennungsebene die Abschnürung bewirkt, den Vortheil, beiden Nachkommen längere Zeit möglichst unverkürzt die Errungenschaften der Thätigkeit der einstweilen noch persistirenden mütterlichen Organe zukommen zu lassen. Gewöhnlich findet man als Beispiel für diese im Thierreich seltenste Zweitheilung Lagenophrys[2]) verwerthet. In seinen Einzelheiten ist dieser Vorgang aber z. B. auch bei Dipleptus gigas Carus von Wrześniowski[3]) beobachtet worden. Mund und Speiseröhre verblieben naturgemäss dem vorderen Theilproducte; das hintere legte zwar schon beträchtliche Zeit vor der Abschnürung einen deutlichen Mund mit aufgewulsteten Rändern an seiner Bauchseite an, entwickelte einen Schlund aber erst, als beide Theile nur noch durch zwei dünne Sarkodefäden zusammenhingen, welche durch Zerrungen und Drehungen allmählich zerrissen wurden. Das vordere Tochterthier, anfänglich am Hinterende quer abgestutzt, entwickelte bald einen Schwanz und war an Lebensenergie seinem anfangs trägen und schwerfälligen Genossen so lange überlegen, bis dieser seinen Hals erheblich verlängert und die warzenähnlichen Reste der Sarkodestreifen

---

1) Sterki, Beiträge zur Morphologie der Oxytrichinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXI, p. 50 u. f.

2) So bei Giebel, Tagesfragen etc., p. 218—219; — bei Haeckel, gener. Morph. d. Org. II, p. 41.

3) A. Wrześniowski, Beobachtungen über Infusorien aus der Umgebung von Warschau. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XX, p. 507.

verloren hatte. Der ganze Theilungsprocess nahm zwei Stunden, die Ausbildung des hinteren Theilproductes bis zur völligen Bewegungsfähigkeit desselben eine halbe Stunde in Anspruch.

Gelegentlich erscheinen einzelne Arten der Zweitheilung mit einander in einem und demselben Fortpflanzungscyclus in eigenthümlicher Weise combinirt, oder es treten zu ihnen Ruhezustände, wie wir sie, jedoch in weit wesentlicherer Betheiligung, bei einer anderen Art monogener Zeugung späterhin noch kennen lernen werden. Höchst interessant, freilich in ihrem ganzen Verlaufe noch vollständig räthselhaft ist die gesetzmässige Folge von schliesslich zu einer Generation „kleinster Formen" führenden Theilungsvorgängen verschiedener Art, verbunden mit Encystirung ohne innere Aenderung, welche von Zeller[1]) an Opalina Ranarum Purk. u. Val., sowie an verwandten Opalinen beobachtet ist, und mit deren auszugsweiser Wiedergabe die Darstellung der verschiedenen Arten der Zweitheilung geschlossen werden möge.

Die erstmalige Theilung der zur Normalgrösse erwachsenen Opaline ist immer eine diagonale, in der Richtung der Muskelfasern der Rückenfläche, vom rechten stärker ausgebuchteten Seitenrande rasch nach dem linken mehr abgeflachten hinüberschneidend. Wenn die Spaltung nahezu vollendet ist, so streben die beiden Hälften mit Macht auseinander, indem sie dabei nach entgegengesetzter Richtung abschwenken und die letzte Verbindungsmasse schwanzartig ausziehen. So zerfällt das Thier in zwei Hälften von ungefähr gleicher Masse, aber von verschiedener Form. — Die vordere Hälfte theilt sich nunmehr quer von dem jungen Körperrande her vermöge einer den Körper umfassenden Ringfurche. Ist diese Theilung, wie nicht selten geschieht, so verlaufen, dass das vordere Stück erheblich grösser ist, als das hintere, so trennt jenes wohl gleich noch einmal ein Stück durch Quertheilung ab. — Die auf diese Weise aus der vorderen Hälfte entstandenen unregelmässig vierseitigen Stücke zerfallen ihrerseits wieder in diagonaler Richtung.

Das bei der erstmaligen Theilung aus der hinteren Hälfte entstandene Thier, welches im Wesentlichen wieder die Gestalt der ursprünglichen Opalina besitzt, theilt sich ganz wieder wie diese, d. h. zunächst diagonal, die vordere Hälfte quer, die aus dieser entstehenden Stücke diagonal, die aus der hinteren Hälfte hervorgehenden Thiere wieder wie zuerst etc. So folgt Theilung auf Theilung, immer nach demselben Gesetz, und bringt im Wesentlichen immer dieselben Formen hervor, nur in mehr und mehr verkleinertem Maassstabe, bis endlich „kleinste Formen" entstehen, welche nicht weiter zerfallen, sondern sich encystiren. Ihre Bewegungen werden zusehends langsamer; die Thiere ziehen sich kugelförmig zusammen und scheiden unter schnelleren oder langsameren Rotationen eine farblose glashelle Cyste um sich ab, mit deren Fertigstellung das Thier in einen Ruhezustand übergeht.

Diese ganze Reihe rasch auf einander folgender Theilungen findet nur im ersten Frühjahre im Darmcanale der überwinterten und zum Fortpflanzungsgeschäfte schreitenden Frösche statt, mit deren Excrementen die Cysten nach aussen gelangen. Im Wasser bleiben sie ganz unverändert. Sowie sie aber von jungen Froschlarven verschluckt werden und in deren hinteren Darmabschnitt gelangen, lösen sich die Cysten und setzen die jungen Thiere

---

[1]) E. Zeller, Untersuchungen über die Fortpflanzung und die Entwicklung der in unseren Batrachiern schmarotzenden Opalinen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIX, p. 352—379.

in Freiheit. Uebrigens hat die junge Opaline in der Zeit, während welcher sie in der Cyste eingeschlossen war, keinerlei Veränderung erlitten. Man findet an ihr selbst gewisse Anomalien wieder, welche sie zur Zeit der Encystirung besass, Andeutungen einer begonnenen und nicht vollendeten Theilung, den von der letzten Theilung noch herrührenden schwanzähnlichen Anhang des Hinterendes etc. Alsdann beginnt ein regelmässiges Wachsthum, das bis zum nächsten Frühjahre nur durch einfache Theilungen unterbrochen wird, die langsam und in grossen Zwischenräumen immer erst dann erfolgen, wenn die Theilungsproducte wieder die normale Grösse erlangt haben. Ganz ähnlich verhalten sich andere Opalinen, auch Nyctotherus cordiformis (der ja mit den Opalinen auch den Wohnort theilt); bei Opalina dimidiata Stein ist in dem Cyclus der Erscheinungen die diagonale Theilung überall durch Längstheilung ersetzt.

Von Haeckel[1]) ist den Vorgängen der Zweitheilung die Strahltheilung oder radiale Theilung (Divisio radialis s. Diradiatio) gegenübergestellt und nachdrücklich betont worden. In der That, wie die unbestimmte Zweitheilung mit der Amorphie der gänzlich unregelmässigen Anaxonien, die übrigen Arten der Zweitheilung mit dem Bau der Protaxonien im Einklange stehen, so würde die radiale Theilung der strahligen Bauart der Coelenteraten, Echinodermen und anderer entsprechen. Bei diesen besteht zunächst eine Hauptaxe, die den oralen mit dem aboralen Pole verbindet, ferner Strahlaxen, d. h. Längsaxen der einzelnen Antimeren des Thieres, endlich „radiale Kreuzaxen", d. h. die Halbirungslinien der von den Strahlaxen gebildeten Winkel. Die radiale Theilung würde, bis zur äussersten Leistung gesteigert, das sich theilende Thier in seine Antimeren zerlegen und zwar durch Trennungsflächen, welche durch die Hauptaxe einerseits und je eine der radialen Kreuzaxen bestimmt wären. Es ergibt sich ferner sofort, dass bei einer graden Anzahl von Antimeren je zwei dieser Trennungsebenen in eine zusammenfielen, was bei einer unpaarigen Zahl der Strahlstücke nicht möglich ist. Danach würde es eine paarige und eine unpaarige Strahltheilung (Haeckel's Diradiatio artia s. par und Diradiatio anartia s. impar) geben. — Die morphologische Grundlage dieser Auseinandersetzung ist unzweifelhaft richtig, die practische Bedeutung der Unterarten der radialen Theilung aber eine, wie mir scheinen will, und wie weiterhin aus dem besprochenen Beispiele sich ergibt, recht geringe.

Allerdings ist die radiale Theilung sowohl von den bisher geschilderten Theilungsvorgängen, als auch von der Knospenbildung durchaus verschieden, wiewohl sie mit beiden gewichtige Charactere theilt; sie kann, wenn sie eine paarige ist, vollständig den Eindruck einer Längstheilung machen, und andererseits setzt sie ein so grosses Maass von Regeneration und Neubildung voraus, dass sie, beispielsweise, wenn ein einzelnes Strahlstück wieder zum ganzen Thier auswächst, von beträchtlichen Sprossungsleistungen begleitet ist. Aber das Characteristische der Diradiation liegt darin, dass, wenn dem Bau des ihr unterworfenen Organismus die Zahl n zu Grunde liegt, sie uns, wie bereits oben einmal hervorgehoben, ntel desselben oder Multipla von diesem liefert, indessen nicht im mathematisch genauen Sinne dieses Ausdruckes. Vielmehr scheint sie, was die anatomischen und histologischen Details ihres Herganges betrifft, mit fast grenzenloser Willkür zu verlaufen. Das ergibt sich

---

[1]) Haeckel, gener. Morphol. d. Org. II, p. 42—43.

namentlich aus Beobachtungen an Seesternen, deren Selbsttheilung in mehrfacher Beziehung grosses Interesse darbietet.

Dass Seesterne durch Verluste von Armen und gänzliche oder theilweise Regeneration derselben inconstante Armzahl und überhaupt beträchtliche Abweichungen (sogenannte „Heteractinie") von ihrem idealen regulären Grundbilde aufweisen, ist schon lange bekannt. Dass die Theilung aber unzweifelhaft freiwillig geschehe, wurde zuerst mit Sicherheit von Kowalewsky[1]) beobachtet und hervorgehoben.

Man braucht, berichtet er, nur einige Exemplare der cit. Arten mit vollständig entwickelten Armen in ein Gefäss zu setzen, um zu sehen, wie sie spätestens nach einigen Tagen sich zu theilen anfangen, die sechsarmigen in zwei dreiarmige, die siebenarmigen in ein vier- und ein dreiarmiges, wobei jenes dann weiter sich in zwei zweiarmige Individuen theilte. Wenn hier auch gelegentlich nur zwei Stücke entstehen, so ergibt sich doch aus der Veränderlichheit der Zahlen, dass man es hier niemals, wie oft angeführt wird, mit echter Zweitheilung zu thun hat, sondern immer mit Radialtheilung, die uns zumeist ganz beliebige Multipla eines ntheils des betreffenden, nach der Grundzahl n gebauten Thieres liefert. Wenn man z. B. die Ophiuren als Belege für eine regelrechte Zweitheilung bei den Seesternen aufführt, so übersieht man, dass bei mehreren Gattungen derselben, z. B. Ophiolepis[2]), Ophiactis[3]), auch Theilungen ganz anderer Art, Drei- und Viertheilungen etc., beobachtet sind. In der Regel werden aber auch diese, da sie sich auf Thiere mit ziemlich grosser Armzahl beziehen, noch zwei- und mehrarmige Theilstücke liefern. An Ophidiaster Ehrenbergii im rothen Meere hat jedoch Kowalewski[4]) auch die Ablösung einzelner Arme von der Scheibe und die Regeneration dieser kometenähnlichen Strahlstücke gesehen. Es hat sonach ein einzelner Strahl ohne eine Spur der Scheibe die Fähigkeit, ihr mit allen ihren weiteren Armen das Dasein zu geben. Dabei würden aus einem Individuum mit n Armen vielleicht sogar (n + 1) neue Individuen hervorgehen können, wenn nämlich, wie zu vermuthen, die ihrer Arme verlustig gegangene Scheibe selbst noch ihre Arme ergänzte. Dieser Fall scheint freilich noch nicht beobachtet zu sein, wahrscheinlich, weil in der Regel die Arme nur einzeln sich ablösen, und inzwischen die Bildung neuer an den Vernarbungsstellen bereits begonnen hat.

In der Regel scheint der Vorgang der radiären Theilung bei den Seesternen in der Jugend häufiger vorzukommen als später, und in gewissen Fällen, wie bei der Ophiocoma

---

[1]) An Ophiolepis und Asteracanthion tenuispinus aus dem Golfe von Neapel; siehe Kowalewsky, Sitzungsbericht der zoologischen Abtheilung der 3. Naturforscherversammlung in Kiew, in der Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XXII, p. 283; übrigens auch: Berichte über die wissenschaftl. Leistungen in der Naturgeschichte der niederen Thiere. Troschel's Archiv für Naturgesch., 1871, p. 533.

[2]) s. Kowalewsky, l. c.

[3]) H. Simroth, Anatomie und Schizogonie der Ophiactis virens Sars. Ein Beitrag zur Kenntniss der Echinodermen. II. Theil, Schizogonie. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXVIII.

[4]) Mitgetheilt bei Simroth, l. c. p. 422; siehe auch M. Chr. Lütken, Description de quelques Ophiurides nouveaux ou peu connus avec quelques remarques sur la division spontanée chez les Rayonnés. Aftryk etc. p. 11—20; besprochen in Leuckart's Bericht über die wissensch. Leistungen in der Naturgesch. der niederen Thiere während der Jahre 1872—1875. Archiv für Naturgeschichte. 41. Jahrg., II. Bd., p. 349—350.

pumila, sind es sogar nur die sechsstrahligen Jugendformen, die der Theilung unterliegen und dann in fünfstrahlige Sterne auswachsen[1]. Wenn aber Lütken annimmt, dass die Diradiation bei voller Entwicklung des Thieres oder bei Eintritt der sexuellen Fortpflanzung aufhört, so ist dies, wie Simroth an Ophiactis virens gezeigt hat, nicht richtig[2]. Ebensowenig findet ein regelmässiger Generationswechsel statt zwischen jungen ungeschlechtlich sich fortpflanzenden und alten sich geschlechtlich vermehrenden Thieren, wie Lütken hinsichtlich Ophiactis, Ophiocoma, Asteracanthion geglaubt hat, und noch viel weniger ist die der Merkwürdigkeit halber anzuführende Andeutung Steenstrup's richtig, es möchte den losgelösten Armen der Seesterne eine ähnliche Aufgabe zufallen, wie dem Hectocotylus der Cephalopoden.

In der ungemeinen Mannigfaltigkeit der Erscheinungen, welche mit der radiären Theilung bei den Seesternen verknüpft sind, ein festes Gesetz ausfindig zu machen, gelingt nicht. Je nach dem physiologischen Bedürfnisse, welches durch den Mangel ganzer Organensysteme oder einzelner Theile, die vollkommen nach Willkür zerrissen werden, und durch den bis zur Vernarbung der Theilungswunde erfolgenden materiellen Verlust hervorgerufen wird, entstehen und multipliciren sich Organe. Die aus der Theilung hervorgegangenen Individuen lassen z. B. oft mehrere Madreporenplatten zur Ausbildung gelangen, und wir wissen durch Greeff[3], dass mit der Vermehrung der Zahl der Madreporenplatten auch eine entsprechende Vervielfältigung des Steincanales und Herzens, der Drüsen des ersteren, ja sogar der neben dem Steincanale liegenden kiemenartigen Organe verbunden ist. So verkehrt die Theilung die Regelmässigkeit der Seesterne in das grade Gegentheil. Simroth fand an wiederausgewachsenen Theilproducten, selbstverständlich namentlich dann, wenn dieselben mehrere Theilungen erlitten hatten, auch nicht ein einziges nach festem Schema geschiedenes Organsystem[4]. Ja, es geht gelegentlich der regelmässige radiäre Typus (bei drei dem Theil verbliebenen Armen) geradezu in den bilateral symmetrischen über, mit einer sich umlippenden Mundöffnung nach vorn, dem mittleren Arm als Längsaxe nach hinten. Und wohl ist es richtig, „dass die ganze Erscheinungsreihe im höchsten Grade geeignet ist, uns darüber zu belehren, wie unabhängig von allen morphologischen Gesetzen die Histologie in den Dienst jeweiliger physiologischer Forderungen tritt“[5].

B. Die Knospung oder Sprossenbildung.

Die Art und Weise, wie bei Theilungsvorgängen der zuletzt beschriebenen Art die durch die Spaltung gleichsam verstümmelten Thiere es wieder zu einer radiären Bauart bringen, wie z. B. die zwei- oder dreiarmigen Theilproducte von Ophiactis oder gar die cometenähnlichen Strahlstücke von Ophidiaster die fehlenden Arme wieder ergänzen, drängt

---

1) Nach Lütken, s. Leuckart, Jahresbericht. l. c. p. 349.

2) Vergl. namentlich die Beobachtungen Simroth's, l. c. p. 430—432.

3) Greeff, über den Bau der Echinodermen. 3. Mittheilung. Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissenschaften zu Marburg. Novbr. u. Decbr. 1872; besprochen: Leuckart, Jahresbericht, 1872—1875 in Troschel's Arch. f. Naturgesch., 41. Jahrg., II. Bd., p. 315.

4) Simroth, l. c. p. 434. 5) Simroth, l. c. p. 436.

uns dazu, nunmehr die Besonderheiten der zweiten Hauptart monogener Zeugung, nämlich der Knospung oder Sprossenbildung (Generatio gemmipara s. Gemmatio), in's Auge zu fassen.

Ein principieller Gegensatz derselben in Bezug auf die Vorgänge der Selbsttheilung findet nicht statt; da, wo man ihn früher constatirt zu haben glaubte, nämlich im Bereiche der einzelligen, durch Knospung sich vermehrenden Organismen, hat man sich nachträglich von der Unzulänglichkeit der Beobachtungen und der Fehlerhaftigkeit der aus ihnen gezogenen allgemeinen Resultate überzeugen müssen[1]).

Was beiden Zeugungsarten gemeinsam ist, das ist, wie bereits oben[2]) hervorgehoben worden ist, der Uebergang eines mehr oder weniger beträchtlichen Theiles des mütterlichen Organismus in den Descendenten. Beide werden ferner der Regel nach eingeleitet durch das Auftreten eines gewissen Ueberschusses von Bildungsmaterial, das auf eine Vergrösserung des Individuums über die Grenze der specifischen Maassverhältnisse hinaus hindrängt. Während aber vor der Theilung dieses Wachsthum ein allseitiges ist, concentrirt es sich bei der Knospung in einseitiger Weise auf bestimmte Puncte und bringt eine partielle Erscheinung hervor, durch die ein neuer, nach und nach zu einem Individuum sich ausgestaltender Körpertheil entsteht. Während weiter die Theilungsproducte im Allgemeinen gleich gross, gleichwerthig und gleichaltrig sind und durch ihre Entstehung die Existenz des Ascendenten aufheben, besteht zwischen Knospungsproduct und mütterlichem Organismus eine erhebliche Volumdifferenz[3]); vom Beginne des Vermehrungsprocesses sind beide ungleichwerthig und ungleichaltrig, und die persönliche Existenz und Fortdauer des Producenten wird nicht angetastet. Auch fällt der Choc, der durch die Theilung in den Theilungsproducten selbst hervorgebracht wird und sie bisweilen zu den ungewöhnlichsten Mitteln und Anstrengungen veranlasst, die momentane Einbusse an Substanz, an physiologischer Leistungsfähigkeit etc. auszugleichen, bei der Knospung fast ganz weg; die Erscheinungon, durch welche bei dieser der mütterliche Organismus erkennen lässt, dass er nicht im Interesse der individuellen, sondern der generellen Erhaltung arbeitet, sind gleichsam viel milderer und gemässigterer Art.

Da nach Allem, je tiefer wir in die Kenntniss dieser monogenen Zeugungsvorgänge eindringen, sich um so mehr ihre fundamentale Uebereinstimmung herausstellt, so werden wir es nicht anders als natürlich finden, dass gewisse Arten der Knospung ihrer Qualification nach mit gewissen Arten der Theilung übereinstimmen. Auch hier werden wir orthogenetische und paedogenetische Vorgänge unterscheiden. Indessen ist hinsichtlich des Vorkommens beider zu bemerken, dass paedogenetische Knospenbildungen sehr viel häufiger sind, als paedogenetische Theilungen. In zahlreichen Fällen zeigt die Knospe, lange ehe sie volle individuelle Ausbildung erlangt, junge Knospenanlagen nach ganz ähnlichem Gesetz, als nach welchem sie selber aus dem Mutterthier entstanden ist, z. B. bei Tiarella singu-

---

[1]) Auf den vermeintlichen principiellen Unterschied zwischen Theilung und Knospung einzelliger Organismen werde ich weiterhin noch ausführlicher zurückkommen.

[2]) Siehe oben p. 8.

[3]) In der Regel ist natürlich die Knospe kleiner, indess kommt das Gegentheil doch auch vor, z. B. häufig bei Podophrya astaci; siehe Engelmann, Entwicklung und Fortpflanzung der Infusorien. Morphol. Jahrbuch I, 1876, p. 581.

laris[1]), bei Cunina rhododactyla Haeck. und C. proboscidea E. u. L. Metsch.[2]), bei Sarsiaden wohl allgemein, bei Pedicellina echinata[3]), bei Loxosoma Kefersteinii[4]) und vielen anderen.

Ebenso finden wir, dass auch die Knospung, wenn keine Ablösung der Knospen vom Mutterthiere stattfindet, beide vielmehr verbunden bleiben, Anlass giebt zu einer Vereinigung von Individuen in der Form von Colonien, Thierstöcken. Synusien (z. B. häufig bei Hydroidpolypen, Corallen, Ascidien), während andererseits durch Abschnürung und vollständige Trennung die Knospen eine selbstständige Existenz beginnen, häufig unterstützt durch vorübergehend ausgebildete Bewegungsorgane, wie Wimperkränze, Cilienpelze, Haarreihen, die eine kurze Zeit freien Umhertummelns gestatten, nach welcher zumeist Festsetzung, etwa durch besonders zu dem Zweck entwickelte und später sich rückbildende Kittdrüsen, eintritt.

Aber auch hier treten solche Unterschiede, wie zwischen orthogenetischer und paedogenetischer Knospung, zwischen Knospung mit und ohne vollständige Trennung vom zeugenden Organismus, an Bedeutung gegen diejenigen Besonderheiten zurück, die sich aus den localen Beziehungen der Knospungsstätten zum Körper und Bau des gemmiparen Thieres ergeben.

Danach giebt es zunächst äussere und innere Knospenbildung. Jene findet an der Oberfläche, diese im Innern des Thieres, meist in besonderen Höhlungen, statt. Nur jene, wie sie überhaupt die Fortpflanzungsproducte in längerer Vereinigung mit dem Mutterthier eine weitergehende Differenzirung ihrer Organe erreichen lässt, giebt Veranlassung zur Bildung der oben erwähnten Thiercolonien.

Bei Anaxonien, Homaxonien und zumeist wohl auch bei Polyaxonien ist die Körperstelle, an der Knospen auftreten, offenbar ganz unbestimmt; indessen kommt solche ganz regellose Knospung auch in anderen Abtheilungen vor, selbst in solchen mit bilateral-symmetrischem Bau. Im Uebrigen würde man bei den Protaxonien axiale[5]) und laterale Knospung unterscheiden müssen.

Axiale Knospung (Gemmatio axialis) findet dann statt, wenn die Körperaxe der Knospe mit der des Mutterthieres zusammenfällt oder derselben parallel ist. Im ersten Falle kann sich gleichzeitig wohl immer nur eine Knospe bilden, die dann entweder eine terminale, akrogene oder Endknospe (wie z. B. die Ephyra der acraspeden Medusen in Bezug auf die Strobila, die junge Proglottide der Taenien in Bezug auf den Scolex) oder eine in die Länge der Axe eingeschobene ist (wie die durch „Articulatio gemmascens"[6]) entstehenden Neubildungen bei Chätopoden und Myriapoden). Für den Fall des Parallelismus der Knospenaxe mit der Körperaxe des zeugenden Organismus würde wohl immer eine gleichzeitige

---

1) Franz Eilhard Schulze, Tiarella singularis, ein neuer Hydroidpolyp. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXVII, p. 411—412.

2) E. Metschnikoff, über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIV, p. 27 u. f.

3) B. Hatschek, Embryonalentwicklung und Knospung der Pedicellina echinata. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIX, p. 530—531.

4) H. Nitsche. Bau uud Knospung von Loxosoma Kefersteinii Claparède. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXV, p. 452.

5) nicht „axillare", wie irrthümlich bei Leuckart, Zeugung, p. 970.

6) Haeckel, gener. Morphol. d. Org. II, p. 48.

Ausbildung und Entwicklung mehrerer Knospen auf einer endständigen, zur Körperaxe rechtwinkligen, scheibenförmigen Fläche erfolgen müssen, ein Fall, der in den allgemeinen Auseinandersetzungen über Knospung meines Wissens bis jetzt nicht als ein besonderer hervorgehoben ist, für welchen ich jedoch ein vortreffliches Beispiel in der kranzförmigen Knospenbildung auf der oralen Fläche der Podophrya gemmipara R. Hertw.[1]) aufführen kann, auf welche ich übrigens aus anderen Gründen noch einmal zurückkommen werde.

Die den axialen gegenüberstehenden lateralen Knospungen verlaufen unter einem Winkel gegen die Körperaxe des knospenden Thieres, der namentlich in den ersten Stadien wohl immer nahezu ein rechter ist, in vorgerückteren Stadien sich allerdings ändern kann, z. B. durch den Einfluss der Schwere der Knospe. Bei asymmetrischen Thieren ist kein Grund einzusehen, weshalb bestimmte Partien der Seitenwand des mütterlichen Körpers aus morphologischen Gründen sich mehr zur Production von Knospen eignen sollten als andere. Diese werden daher bald hier, bald dort entstehen, häufig allerdings wohl so, dass sie entweder vorzugsweise dem oralen oder dem aboralen Pole sich nähern. Jenes ist z. B. der Fall bei der von Engelmann entdeckten Knospung von Vorticella microstoma[2]), die noch dadurch merkwürdig ist, dass die Knospenaxe anfänglich einen sehr spitzen Winkel mit der Körperaxe des Mutterthieres bildet, der aber mit der, vom oralen Pole her fortschreitenden Abspaltung der Knospe immer grösser wird, so dass, wenn man nicht den ganzen Verlauf übersieht, sondern nur ein Bild der letzten Stadien in's Auge fasst, man eine laterale Knospung nahe dem aboralen Pole vor sich zu haben glauben würde. Zunehmende Annäherung an den aboralen Pol würde bei den festsitzenden Formen zu der Grenzform der basilaren oder basogenen Knospung führen, wie solche bei den Zoanthiden, manchen Bryozöen und den geselligen Ascidien[3]) angegeben wird, von Claparède und Lachmann fälschlich auch der Podophrya quadripartita zugeschrieben worden ist[4]).

Wenn die Bauart des knospenden Thieres deutlich einen Median- oder Dorsoventralschnitt zulässt, so können bei lateraler Knospung die Bildungsherde der Knospen in diese Ebene treten und werden dann zu einer Zeit wohl immer nur in der Einzahl vorhanden sein, wie z. B. bei Pedicellina echinata[5]), oder die Knospen gruppiren sich rechts und links von dieser Ebene, bisweilen, wie bei Loxosoma Kefersteinii Claparède[6]), nach dem Gesetz, dass die neuen Knospen abwechselnd an der rechten und linken Seite auftreten. Da man häufig

---

[1]) R. Hertwig, über Podrophya gemmipara nebst Bemerkungen zum Bau und zur systematischen Stellung der Acineten. Morph. Jahrb. I, 1876, p. 41.

[2]) Th. W. Engelmann, über Entwicklung und Fortpflanzung von Infusorien. II. Wahre Knospenbildung von Vorticella. Morph. Jahrb. I, 1876, p. 580. — Von Bütschli ist diese „wahre Knospung" freilich als gewöhnliche Theilung bezeichnet worden, bei welcher „der eine Theilsprössling von dem anderen in der Grösse sehr variirt". s. Bütschli, Bemerkungen über die Knospung von Spirochona gemmipara Stein. Z. f. wiss. Zool. Bd. XXVIII, p. 59—61. Nach Stein ist das einzige, die Knospung als normale Fortpflanzungsart zeigende Infusor Spirochona gemmipara. Siehe ebencitirte Arbeit p. 59.

[3]) Schmarda, Zoologie. 2. Aufl. 1877. Bd. I, p. 126.

[4]) Claparède u. Lachmann, Etudes II, p. 117; dagegen Stein u. R. Hertwig, vergl. morph. Jahrb. I, p. 65, Anmerkung.

[5]) Hatschek, Embryonalentwickl. u. Knosp. von Pedic. echinat. Z. f. wiss. Zool. XXIX, p. 537.

[6]) Nitsche, Bau u. Knosp. v. Loxos. Kef. Clap. Z. f. wiss. Zool. XXV, p. 452.

Thiere mit zahlreichen Knospen findet, so kann man an diesen alle Stadien der Entwicklung der Knospe von der ersten Anlage bis zu dem zur Ablösung reifen jungen Thiere, das selbst wiederum zu knospen begonnen hat, verfolgen, wobei die Knospen der einen Seite die Zwischenstufen zwischen den Entwicklungsstadien auf der anderen Seite darstellen.

Während bei der äusseren Knospung ein Theil der Körperwand des mütterlichen Organismus zum Aufbau der axifugal sich entwickelnden Knospe verwendet wird, grenzt sich bei der viel selteneren inneren Knospung (Gemmatio interna) ein centraler Theil des Thieres ab und bildet sich zum Sprössling aus. Zumeist wächst dieser in die allgemeine Leibeshöhle hinein, etwa in den Gastrovascularraum, oder in einen besonderen Theil des Ernährungsapparates, wie z. B. bei Cunina, bei Aegineta prolifera u. a.; oder es bildet sich eigens für die Knospung eine oft nur wenig geräumige Cavität, wie bei manchen Acineten, und zwar in der Weise, dass der Boden derselben sich zu einem Theile der Oberfläche des künftigen Tochterthieres entwickelt (so bei Dendrocometes paradoxus[1]), wo in seiner Peripherie die Wimperreifen entstehen); oder endlich, die Knospen bleiben fast allseitig vom Protoplasma des Mutterthieres umgeben, wie bei Stentor Roeselii[2]).

Ferner können die Stellen, von denen die innere Knospung ausgeht, eine willkürliche Lage haben, oder es beschränkt sich dieser Process auf bestimmte Sprossungsstätten, gleichsam einen besonderen Mutterboden, der dann oft, indem er sich über seine Umgebuug hervorwölbt, zu einem Knospenzapfen oder Knospenstock (Stolo prolifer, oft auch weniger klar als Keimstock bezeichnet) wird, an dem die Knospen in Längsreihen oder spiralig oder auch regellos hervorbrechen. Sehr eigenthümliche Verhältnisse bieten die Cuninaarten dar; die erste im Gastrovascularraum sich entwickelnde Knospe leitet alsbald einen neuen Knospungsprocess ein, infolge dessen sich nach einander eine ganze Reihe von Tochterknospen von ihr ablösen; sowie sie selbst aber sich definitiv auszubilden beginnt, hört die ganze Prolificationsperiode auf. Und bei Cunina rhododactyla begegnen wir der sehr merkwürdigen Thatsache, dass das Mutterthier nur innere Knospen producirt, während die letzteren ein besonderes äusseres Organ zur ungeschlechtlichen Vermehrung besitzen[3]).

Die Art und Weise der bei innerer Knospung wohl immer erfolgenden Ablösung und der Zeitpunct derselben sind sehr verschieden. Während in manchen Fällen die Jungen bis zum Momente der Abspaltung ausschliesslich vom mütterlichen Organismus ernährt werden und noch wenig differenzirt, mit einem Flimmerkleide und in einer dem Mutterthiere sehr unähnlichen Gestalt „das Licht der Welt erblicken“, erreichen sie wiederum bei anderen Gattungen eine verhältnissmässig hohe Stufe der Ausbildung, sind namentlich bereits mit Organen zur Ergreifung von Beute und zur Verdauung versehen und stehen somit in der letzten Zeit ihres Gefängnisslebens in der Leibeshöhle der Mutter im Puncte der Ernährung zu dieser nur noch in dem Verhältniss des Commensalismus.

---

[1]) O. Bütschli, über den Dendrocometes paradoxus Stein, nebst Bemerkungen über Spirochona gemmipara und die contractilen Vacuolen der Vorticellen. Z. f. wiss. Zool. Bd. XXVIII, p. 55.

[2]) R. Hertwig, Podophrya gemmipara etc. Morph. Jahrb. I, p. 71—72.

[3]) E. Metschnikoff, über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. III. Knospenbildung bei Cunina rhododactyla Haeck. und C. proboscidea E. u. L. Metsch. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. XXIV, p. 27 u. f.

Bei einigen verweilen die schon selbstständig gewordenen Sprösslinge noch eine Weile im Gastrovascularraum der Mutter, welcher sonach die Rolle einer Bruttasche spielt. In den meisten Fällen aber verlassen die Erzeugnisse des Knospungsprocesses unmittelbar nach vollzogener Abschnürung die Stätte ihrer bisherigen Entwicklung und schwärmen aus, entweder durch bereits vorhandene Ausmündungen, wie Oesophagus und Mund, oder nach einem vollständigen Geburtsacte, der die Entstehung einer besonderen Oeffnung bedingt, welche nach Vollzug desselben in manchen Fällen vollständig wieder verschwindet.

Die eigenthümlichsten Besonderheiten bieten die letzten Entwicklungsstadien in allen den Fällen dar, wo sie schrittweise verfolgbare Vermittlungen zwischen inneren und äusseren Knospungsprocessen repräsentiren. Schon die oben erwähnte Knospung von Podophrya gemmipara ist keine reine Form der letzteren Art mehr, insofern dabei die Knospen nicht glatt aus der Oberfläche entstehen, sondern sich ziemlich tief „gleichsam aus dem Inneren herausschälen“ [1]. Noch viel deutlicher aber sind diese Metamorphosen ursprünglich innerlich angelegter Knospen in, an der Oberfläche ihre letzte Ausbildung durchmachende bei Stentor Roeselii und Dendrocometes paradoxus. Bei ersterem [2]) gelangen sie, anfänglich im Inneren des Körpers, eingebettet in Protoplasma, an einem Knospenzapfen des mütterlichen Kernes sitzend, im Laufe ihrer Entwicklung an die Oberfläche, so dass sie dann, wenn die Vorstadien nicht bekannt wären, für Producte einer äusseren Gemmation gehalten werden würden.

Der auf den Kiemenblättern von Gammarus pulex schmarotzende Dendrocometes paradoxus zeigt noch viel auffälligere, von Bütschli genau verfolgte Entwicklungseigenthümlichkeiten, so dass dieser Forscher selbst hinsichtlich der Zugehörigkeit des von ihm untersuchten Thieres zu den Acineten zweifelhaft geworden ist [3]. Zunächst bewegt sich der endogene Sprössling nicht, wie bei anderen Acineten, frei in seiner Höhle rotirend. Das ist aus dem Grunde auch unmöglich, weil sich der Sprössling, wie sich aus dem Geburtsacte ergiebt, im Innern der Mutter gar nicht vollständig vom mütterlichen Protoplasma ablöst. Vor dem Geburtsacte sah Bütschli [4] plötzlich eine ziemlich energische Erhebung der Mündung der Knospungshöhle auf dem Gipfel des Thieres entstehen. „Aus der sich erweiternden und zweilippig erscheinenden Oeffnung quoll der wimpernde Boden der Höhle hervor. Erst jetzt, nachdem also der Boden der Knospenhöhle durch ihre Oeffnung herausgestülpt worden war, vollzog sich allmählich die Abschnürung des Sprösslings von dem mütterlichen Protoplasma. Durch diesen Hervorstülpungsprocess geht zugleich die Geburtsöffnung zu Grunde; sie ist später nicht mehr wahrnehmbar. Anfänglich bleibt bei der Ausstülpung eine breite Verbindungsbrücke mit dem mütterlichen Plasma. Durch diese zieht der lang ausgezogene immer noch nicht getheilte Kern“. Die schliessliche Trennung erfolgt in der gewöhnlichen Weise; zwischen Mutter und Sprössling bleibt allmählich nur noch ein feiner langer Protoplasmafaden, „bis der an diesem Faden wie an einer Nabelschnur hin- und herwackelnde Sprössling denselben endlich durchreisst und davoneilt“.

---

[1]) R. Hertwig, Podophrya gemmipara etc. l. c. p. 71.

[2]) ebendaselbst, p. 71—72.

[3]) Diese Zweifel sind indessen durch A. Wrześniowski in seinen „Beiträgen zur Naturgeschichte der Infusorien“ als unbegründet zurückgewiesen worden. cf. Z. f. wiss. Zool. Bd. XXIX, p. 272.

[4]) Bütschli, Dendrocometes paradoxus etc. l. c. p. 57.

Wie somit Uebergänge von jedem Grade der Bedeutsamkeit sich zwischen äusserer und innerer Knospung nachweisen lassen, so drängen die bei beiden vorkommenden Erscheinungen förmlich auf die Hervorhebung von Anknüpfungspuncten an die übrigen Fortpflanzungsarten hin. So ist in vielen Fällen und namentlich in ihren letzten Stadien die äussere Knospung mit dem Vorgange der Selbsttheilung so nahe verwandt, dass die Grenze zwischen beiden schwer festzuhalten ist; man erkennt das vortrefflich aus dem oben[1]) angeführten Umstande, dass Bütschli die von Engelmann entdeckte „wahre Knospung" bei Vorticella microstoma als eine gewöhnliche Längstheilung ansieht, die denn doch aber ein wenig ungerecht ausgeführt erscheint. — Weiter erinnert die innere Knospung bei Stentor Roeselii in ihren ersten Stadien an die weiterhin zu erörternde letzte monogene Zeugungsart, die endogene Keimbildung, sowie andererseits die Beschränkung der Knospenentstehung auf einen bestimmten Mutterboden oder Knospenstock, zusammen mit den Eigenthümlichkeiten der Geburtsacte, viele an die geschlechtliche Vermehrung erinnernde Eigenthümlichkeiten darbietet. „Namentlich, wenn man an die bei der Parthenogenesis in Betracht kommenden Verhältnisse denkt, wird die Analogie oft eine augenfällige; indessen bleibt immer zu berücksichtigen, dass die Parthenogenesis nur eine Reduction der geschlechtlichen Zeugung ist[2])".

Wenn man die die Knospungsverhältnisse berücksichtigende Litteratur der jüngsten Vergangenheit in Betracht zieht, so erkennt man, dass auf diesem Gebiete heftige Kämpfe und zwar um zwei bedeutungsvolle Fragen stattgefunden haben. Den einen Kampfesplatz haben die Infusorien und namentlich die Acineten dargeboten; auf ihm handelte es sich darum, zu entscheiden, inwiefern die Betheiligung des Nucleus bei der Fortpflanzung für seine Bedeutung als Zellkern spricht, und, im Zusammenhange damit, ob es ferner noch Gründe gebe, welche es verbieten, die Lehre von der Einzelligkeit der Infusorien rückhaltlos anzunehmen. Die andere Frage, nämlich die nach der Homologie der analogen Gewebe bei den multicellulären thierischen Organismen, ist auf dem Gebiete der Bryozoën nach lebhaften Erörterungen nun wohl zum Austrage gebracht.

Was die erste Frage betrifft, so wird von allen Seiten zugegeben, dass die eine Art monogener Zeugung, nämlich die Theilung, bei den Infusorien mit einer Theilung des Kernes beginne, hinsichtlich der zweiten Art, der Knospung, aber herrschten eigenthümliche Verwirrungen und Unklarheiten. So sollte nach Claparède und Lachmann[3]) in der Knospe eine Neubildung des Kernes stattfinden, die, wenn sie wirklich geschähe, hinreichen würde, einen fundamentalen Gegensatz zwischen Theilung und Knospung zu constatiren. Nichtsdestoweniger lassen Claparède und Lachmann beide Fortpflanzungsarten in einander übergehen, ja, betrachten beide nur als Variationen eines und desselben Grundthemas, nämlich der spontanen Theilung. Diese Anschauung von der Natur und dem Verlaufe des Knospungsprocesses ist unterstützt und in sehr weiten Kreisen zur Geltung gebracht worden durch die Autorität Stein's[4]), der ebenfalls keinen fundamentalen Unterschied zwischen Theilung und Knospung annimmt, gleichwohl aber im ersten Falle Kerntheilung, im zweiten Falle Neubildung des Kernes bei der Mehrzahl der Infusorien zu Grunde legt, den Acineten aber insofern eine

---

[1]) p. 23. [2]) Gegenbaur, vergleichende Anatomie p. 68.
[3]) Etudes II, p. 239 u. 251. [4]) Organismus der Infusionsthiere. II, p. 129.

besondere Stellung einräumt, als bei diesen der Nucleus allein Antheil am Fortpflanzungsgeschäfte haben und durch Abschnürung von Theilstücken rundliche Körper erzeugen sollte, die durch Wachsthum und Differenzirung sich in die schon mit Nucleus versehenen Schwärmer umbildeten.

Diesen Anschauungen widersprechen nun eine Reihe von Arbeiten, z. B. von Engelmann[1]), Bütschli[2]), R. Hertwig[3]) u. A., aus denen hervorgeht, dass die Theorie von der Neubildung des Nucleus in der Knospe und dem solchergestalt tief greifenden Unterschiede zwischen Theilung und Knospung falsch ist. Namentlich aber kommt R. Hertwig das Verdienst zu, durch seine eigenen Arbeiten und kritische Benutzung fremder Forschungen gezeigt zu haben, dass nicht nur die verschiedenen Formen der ungeschlechtlichen Zeugung unter sich keine principielle Verschiedenheit zeigen, sondern auch mit der Zelltheilung vollkommen übereinstimmen.

In allen den zur Illustration der mannigfaltigen Knospungsverhältnisse oben herangezogenen Beispielen, die grade mit Rücksicht auf diesen wichtigen Punkt ausgewählt worden sind, ist nämlich festgestellt, dass die Veränderungen des Nucleus das Primäre sind, von dem der Anstoss zu Wucherungen des Protoplasma ausgeht, und dass beide zusammen zur Ausbildung neuer Individuen erforderlich sind; immer stammt Kern und Protoplasma der Knospe vom Kern und Protoplasma der Mutter direct ab. Das erkennt man aus dem Knospungsprocess bei Vorticella[4]); ebenso bildet sich bei Spirochona gemmipara[5]) der Knospennucleus durch Theilung des Kernes der Mutter; was die Acineten betrifft, so entwickeln ihre Knospen sich keineswegs aus Theilstücken des mütterlichen Nucleus allein, sondern ihr Körper, wie immer, aus mütterlichem Plasma, und nur ihr Kern aus einem abgeschnürten Stück des mütterlichen Kernes[6]). Und namentlich in dem durch gleichzeitige Ausbildung zahlreicher Knospen complicirten Falle bei Podophrya gemmipara hat R. Hertwig[7]) mit überzeugender Klarheit (namentlich auch wieder durch höchst belehrende Figuren) nachgewiesen, welche Reihenfolge von Gestaltsveränderungen des Kernes der Knospung vorausgeht, wie dieser sich verästelt, die Enden dieser Verästelungen kolbig anschwellen, also wahre Kernknospen entstehen, die gleichsam das Protoplasma vor sich an der oralen Fläche ausstülpen und den Eindruck machen, als wüchsen sie in die jungen Prominenzen hinein.

Alles in Allem, es findet eine vollständige Uebereinstimmung zwischen dem Verhalten des Nucleus bei Theilung und Knospung, ferner zwischen dem Nucleus einzelliger thierischer Organismen und dem Kern der Zelle bei der Zellentheilung statt.

Durch Stein selber aber wissen wir, auf welche Weise wohl er selber, wie Claparède und Lachmann und Andere, hinsichtlich der Beurtheilung der Knospungsverhältnisse

---

[1]) Die bereits citirte: Ueber Entwicklung und Fortpflanzung der Infusorien. Morph. Jahrb. I.
[2]) Die über Dendrocometes paradoxus und Spirochona gemmipara.
[3]) Ueber Podophrya gemmipara etc.
Dies sind nur einige schon oben citirte Arbeiten; es würde leicht sein, die Reihe zu verlängern.
[4]) Engelmann, l. c. p. 580–582.
[5]) Bütschli, l. c. p. 59—61. [6]) Bütschli, Dendrocometes etc. l. c. p. 55.
[7]) R. Hertwig, Podophrya etc. l. c. p. 46—48 und p. 63.

irregeführt worden sind. In vielen früher als Knospung beschriebenen Fällen findet nämlich die von Stein entdeckte knospenförmige Conjugation statt, d. h. die Verschmelzung eines jugendlichen und kleinen Schwärmers mit einem festsitzenden grösseren Individuum, und in diesen Fällen sieht man allerdings in der vermeintlichen Knospe stets einen selbstständigen Kern ohne alle Beziehungen zu dem der vermeintlichen Erzeugerin.

Was nun die zweite Streitfrage von weittragender Bedeutung betrifft, zu deren Entscheidung die auf die Knospung bezüglichen Beobachtungen beizutragen berufen sind, so bezeichnet man bekanntlich als Homologa Körpertheile von morphologischer Uebereinstimmung, während dagegen die physiologisch übereinstimmenden Analoga genannt werden[1]. Wenn nun die Lehre von der Homologie der analogen thierischen Gewebe, nach welcher gleich functionirende Organe auch hinsichtlich der Ableitung aus Fundamentalanlagen (Keimblättern etc.) sich gleich verhalten sollen, richtig ist, so muss bei der Knospung, wie bei der Theilung, das die Vermehrung bewirkende Wachsthum von den verschiedenen Hauptschichten des Mutterthierleibes, welcher aus seinem Entoderm das Entoderm der Knospe, deren Ectoderm aus seinem Ectoderm liefern muss, gleichzeitig ausgehen. Es war bereits mit Sicherheit bekannt, dass in einer erheblichen Anzahl von Fällen in der That der Vorgang so verläuft, z. B. bei den Hydroidpolypen und Medusen; ja, Kowalewsky hatte in seinen Angaben über die Knospung von Amauroecium gezeigt, dass an der Bildung des Stolo sämmtliche Hauptschichten des proliferirenden Elternthieres theilnehmen. Da stellte Nitsche (in der unter 2) unten genannten Arbeit) zuerst die Behauptung auf, dass bei Loxosoma Kefersteinii die Gesammtanlage der Knospe ausschliesslich vom Ectoderm der Mutter ausgehe, dass aus diesem Ectoderm, Mesoderm und Entoderm der Knospe entspringe, und bezeichnete dieses mit der Lehre von der Homologie analoger Gewebe allerdings im vollkommensten Widerspruche stehende Resultat seiner Untersuchung als deren „wichtigstes Ergebniss“. Wäre die Beobachtung Nitsche's, welche bei einem Manne, den Oskar Schmidt[2] den „Beherrscher der Bryozöen“ nennt, ohne genaue Nachuntersuchung doch nicht ohne Weiteres anzuzweifeln war, richtig gewesen, so stände allerdings die fragliche Lehre von der Homologie auf nicht sehr festem Grunde, da ja doch für sie, wie für jede wissenschaftliche Hypothese gelten muss, dass sie zwar um so wahrscheinlicher wird, eine je grössere Zahl von Thatsachen und

---

[1]) Gegenbaur, vergleichende Anatomie, p. 79.

[2]) Schmidt, Bemerkungen etc. l. c. p. 68.

Die hinsichtlich der vorliegenden Frage in Betracht kommenden und sich auf einander beziehenden Arbeiten sind namentlich folgende:

1) W. Salensky, Untersuchungen an Seebryozoën. Z. f. wiss. Zool. Bd. XXIV, 1874, p. 343—348; (namentlich Bugula plumosa betreffend).

2) H. Nitsche, über den Bau und die Knospung von Loxosoma Kefersteinii Claparède. Z. f. wiss. Zool. XXV. Bd., p. 452.

[Nitsche's Arbeit über Knospung bei Süsswasserbryozoën ist mir nicht zugänglich gewesen.]

3) H. Nitsche, Beiträge zur Kenntniss der Bryozoën. Z. f. wiss. Zool. Bd. XXV. Supplem. p. 365 u. f.

4) B. Hatschek, Embryonalentwicklung und Knospung der Pedicellina echinata. Z. f. wiss. Zool. Bd. XXIX, p. 502—549.

5) C. Vogt, Bemerkungen zu Hatschek's Aufsatz. Z. f. wiss. Zool. Bd. XXX.

6) Osk. Schmidt, Bemerkungen zu den Arbeiten über Loxosoma. Z. f. wiss. Zool. Bd. XXXI, p. 68—80.

Erscheinungen sich mit ihrer Hülfe auf eine einfache und ungezwungene Weise erklären lässt, dass aber „der Nachweis einer einzigen wirklichen Ausnahme mehr Beweiskraft gegen die Lehre von der Homologie der Gewebe bei den verschiedenen Thiertypen hat, als der gleichzeitige ebenso unwiderlegbare Nachweis, dass in hundert anderen Fällen wirklich aus denselben Blättern dieselben Organe entstehen“ [1]. Indessen ist der Widerspruch im Verfolge der oben citirten Arbeiten gelöst worden. Was Hatschek [2] an Pedicellina echinata gezeigt und für Loxosoma aus theoretischen Gründen vermuthet hat, ist durch Oskar Schmidt durch directe Beobachtung bestätigt worden, dass nämlich das Ectoderm des Mutterthieres durchaus nicht die Gesammtanlage der Knospe hergibt [3], sondern dass der Knospenstock eine oder mehrere Zellen zur Knospenanlage liefert. Steht nun der Knopenstock von Loxosoma zu den mütterlichen Anlagen in demselben Verhältnisse, wie es Kowalewsky anderwärts nachgewiesen hat, so sind somit die primitiven Keimblätter der Knospe auf die entsprechenden der Mutter zurückgeführt. Hat aber O. Schmidt recht, der den Knospenstock ausschliesslich aus dem Mesoderm entstehen lässt, so würde die Uebereinstimmung des Knospungsprocesses mit der geschlechtlichen Vermehrung insofern nachgewiesen sein, als ja die eigentlichen Generationsorgane gleichfalls aus dem Mesoderm ihren Ursprung nehmen; ja, wenn für jede Knospe nur Eine Zelle des Knospenstockes verwandt würde (was noch nicht bewiesen ist), so näherte sich die Knospung von Loxosoma der Parthenogenesis, auf welche Beziehung ganz allgemein bereits oben einmal von mir hingedeutet worden ist.

C. Die Keim- oder Sporenbildung.

Uebergänge der allersubtilsten Art verbinden namentlich die innere Knospung mit demjenigen Modus der monogenen Fortpflanzung, welchen wir als Keim- oder Sporenbildung (Generatio sporipara s. Sporogonia) bezeichnen. Der Umstand, dass sie sporadisch in übrigens weit auseinanderliegenden Thiergruppen vorkommt und auf dieselben beschränkt ist, sowie ihr Auftreten in eigenthümlichen Entwicklungscyclen machen dieselbe zu einer sehr merkwürdigen Erscheinung. Es ist nicht zufällig, dass wir sie am Schluss der Besprechung der ungeschlechtlichen Vermehrungsarten betrachten; denn gleichsam als führten von ihr aus breite und feste Brücken in alle übrigen Generationsgebiete hinüber, zeigt sie uns in der Mannigfaltigkeit ihrer Vorgänge deutlich ausgesprochene Beziehungen zur Theilung und Knospung, wie zu den Conjugations- und geschlechtlichen Erscheinungen. Wohl mag es nicht zu viel behauptet sein, dass in Folge dieser unbestimmten Stellung auf dem Gebiete der Keimbildung die Unklarheit der Vorstellungen, die Verwirrung der technischen Ausdrücke vielleicht nur noch übertroffen wird von der Unzulänglichkeit, Unsicherheit und Zusammenhangslosigkeit der Beobachtungen, welche freilich auch ungewöhnliche Schwierigkeiten darbieten.

Wenn Theilung und Knospung den Charakter der Spaltung so sehr besitzen, dass Haeckel [4] sie unter diesem Namen noch einmal zu einem weiteren Begriffe vereinigt hat,

---

1) Nitsche, Beiträge etc. l. c. p. 394.

2) B. Hatschek, Embryonalentwicklung etc. l. c. p. 529—531.

3) Schmidt, Bemerkungen etc. l. c. p. 69 u. f. 4) Haeckel, gener. Morph. der Org. II, p. 37.

so trägt die Keimbildung dagegen mehr den Stempel einer Absonderung oder Secretion, die sich stets und ausschliesslich im Innern des Organismus vollzieht. Indem sie in dieser Beziehung mit der inneren Knospung übereinstimmt, zeigt sich der Hauptunterschied zwischen beiden Zeugungsarten, der freilich auch nicht gegensätzlicher, sondern nur gradueller Art ist, in dem Maasse von Differenzirung, welches die Anlagen zu einem neuen Individuum in beiden Fällen im Momente der Loslösung vom mütterlichen Organismus erreicht haben. Diese erfolgt bei den Keimen so frühzeitig, dass sie, wenn sie zur Selbstständigkeit gelangen, ausserordentlich klein sind und kaum Anfänge einer Differenzirung zeigen, während in dieser Beziehung selbst die auf dem Wege innerer Knospung entstandenen Sprösslinge ungleich weiter entwickelt sind. Auf dem grossen qualitativen Unterschiede zwischen Mutterthier und Keim oder Spore liegt das Hauptgewicht in der Charakteristik der Keime; er ist bestimmend bei der Deutung namentlich auch derjenigen ungeschlechtlichen Zeugungsprocesse, die man der Theilung subordiniren müsste, wenn man blos auf die Natur der zur Wahrnehmung kommenden Vorgänge und nicht auf die der aus ihnen hervorgehenden Producte sehen wollte. In der That ist z. B. die Bildung der „Keimkugeln", wie sie Fr. Eilhard Schulze bei Actinosphaerium Eichhornii[1]) beschreibt, augenscheinlich das Resultat einer fortgesetzten Zweitheilung, welcher schliesslich der ganze Organismus unterliegt. Aber der ganze Process muss doch wegen der grossen anfänglichen Differenz zwischen dem erzeugenden Organismus und den Theilen desselben, wegen der zur weiteren Ausbildung der letzteren erforderlichen mehrmonatlichen Ruhezustände etc. als eine Keim- oder Sporenbildung bezeichnet werden, denn die Producte des fraglichen Vermehrungsprocesses bedürfen nicht nur einer sehr erheblichen Volumzunahme durch Wachsthum, sondern auch innerer Sonderungen und Umbildungen.

Der eben berührte Fall, dass die gesammte Leibesmasse des Mutterthieres sich in Keimkörner auflöst, ist im Allgemeinen der seltenere. Er tritt regelmässig bei den Gregarinen auf, wo er jedoch vorläufig für uns nur so weit in Betracht kommt, als die Sporulation selbstständig und nicht im Gefolge der Conjugation erscheint. Zuweilen bleibt ein Rest der mütterliche Sarcode ungetheilt zurück und ballt sich zu einer centralen Masse, der sogenannten „Pseudocyste", zusammen, welche, z. B. bei Stylorhynchus, bei der Aussaat der perlschnurartig angeordneten Keime als Expulsionsmaschine wirkt[2]).

Häufiger aber erleidet nur ein Theil des ursprünglichen Organismus die Umbildung in Keimzellen, wie z. B. die Sporocysten der Trematoden. Mit dem Auftreten sogenannter Pseudovarien, d. h. bestimmter der Fortpflanzung dienender Körper oder Keimstätten, tritt auch die Keimbildung (ähnlich der Knospenbildung, wie für diese oben gezeigt) durch Localisation auf eine höhere Stufe der Leistung und nähert sich der geschlechtlichen Zeugung so sehr, dass man sie namentlich von manchen Formen der Parthenogenesis kaum zu trennen vermag. Es ist aber festzuhalten, dass als echte Keimbildung nur diejenigen Fälle angesprochen werden dürfen, in denen sich jeder Zusammenhang mit der geschlechtlichen Zeugung, auch mit deren Reductionsformen, ausschliesst[3]).

---

[1]) Fr. Eilhard Schulze, Rhizopodenstudien. — Ueber Bau und Entwicklung von Actinosphaerium Eichhornii. Arch. f. mikroskopische Anat. Bd. X, 1874. p. 328—350.

[2]) Schmarda, Zoologie. I, p. 250.

[3]) cf. Gegenbaur, vergleichende Anatomie, p. 68.

Wenn wir uns der entsprechenden Vorgänge aus dem Pflanzenreiche erinnern, so werden wir es nicht wunderbar finden, wenn es neben Formen mit einerlei Art von Keimen (isosporen) auch solche mit zweierlei Keimen (heterospore) gibt. So fand R. Hertwig[1]) bei vielen Colonien des Collozoum inerme in allen Centralcapseln constant zweierlei durch ihre Grösse unterschiedene Formen, Makro- und Mikrosporen. Auch bei den Dicyemiden, jenen merkwürdigen wurmförmigen Parasiten, welche an den Venenanhängen der Cephalopoden leben, und deren systematische Stellung noch immer einigermassen unklar ist[2]), werden zweierlei Formen von Keimen, noch dazu in verschiedenen Individuen (Nematogenen und Rhombigenen) erzeugt, von denen die eine zu wurmförmigen, die andere zu infusorienähnlichen Schwärmformen („Embryonen") sich entwickeln[3]).

In zahlreichen Fällen finden sich eigenthümliche die Keimproduction vorbereitende Zustände, die namentlich bei einer Anzahl von Radiolarien und Rhizopoden genauer verfolgt sind. Das Mutterthier wird träge in seinen Bewegungen, zieht seine Pseudopodien, Protoplasmafäden etc. ein, verändert sich in Bezug auf seine Farbe, auf die Beschaffenheit seines Protoplasmakörpers, welcher oft kugelig zusammengezogen wird, ferner hinsichtlich der Zahl, Gestalt und Grösse der Kerne. Häufig erfolgt die Ausscheidung einer schützenden Schicht um das contrahirte Thier, in einfachster Weise vielleicht in Form einer Gallerthülle, wie z. B. bei dem Actinosphaerium Eichhornii[4]), oder auch durch Bildung festerer und widerstandsfähigerer Cysten. So entsteht bei Acanthocystis turfacea[5]) in Folge der Zusammenziehung und der dadurch bewirkten Annäherung der Fussplättchen der radialen Stacheln und der tangentialen spindelförmigen Stäbchen, sowie unter Beihülfe der Ausscheidung eines kieselhaltigen Kittes von innen, ein zusammenhängendes zartes Kieselgerüst. Innerhalb desselben contrahirt sich der Körper der Acanthocystis kugelig und umgiebt sich nochmals mit einer doppelten Cyste, nämlich einer hyalinen Schicht von organischer Substanz und einer darauf nach innen folgenden kieseligen Gitterkugel, innerhalb deren erst die Sporulation stattfindet. Der Austritt der Keime geschieht dann durch Sprengung der Cyste an einer oder mehreren beliebigen Stellen; es sind aber auch Fälle bekannt, wo die Sporen durch besondere Ausführungscanäle der Cyste entleert werden, bei deren Passirung sie sich schnurförmig aneinander reihen, so z. B. bei Clepsidrina Blattarum[6]).

Die Volumverminderung des zu neuen Keimen sich individualisirenden mütterlichen Protoplasma scheint ganz allgemein zu sein; sie beruht einestheils auf Ausscheidung des

---

1) R. Hertwig, der Organismus der Radiolarien. 1879. p. 129.

2) E. van Beneden hat sie als Mesozoa zwischen Protozoa und Metazoa einzuschieben versucht, s. E. v. Beneden, Recherches sur les Dicyemides, survivants actuels d'un embranchement des Mesozoaires. Bull. de l'Academie royale de Belgique. II. Sér. Tom. 41—42, 1876. — Schmarda stellt sie als Anhang zu den rhabdocoelen Turbellarien, s. Schmarda, Zool. I. 366.

3) Claus, Grundzüge etc. p. 201.

4) Fr. Eilhard Schulze, Bau und Entwicklung von Actinosphaerium Eichhornii. Archiv f. mikr. Anat. X, 1874.

5) R. Greeff, über Radiolarien und radiolarienartige Rhizopoden des süssen Wassers. 2. Artikel. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XI, p. 13 u. f.

6) Schmarda, Zoologie. I, p. 249.

helleren Kernsaftes und von Imbibitionswasser, ferner darauf, dass die Vacuolen collabiren, alle Plasmaeinschlüsse resorbirt werden, Oelkugeln verschwinden etc. Die Bildung der Keimkörner erfolgt dann entweder frei in der Leibesmasse, oder im Zusammenhange mit den Wandungen des Körpers, mit denen dieselben oft einige Zeit in Verbindung bleiben. Anfänglich wohl meist kugelig oder nierenförmig, pressen sie sich später oft dicht gedrängt und nehmen dadurch eine mehr oder weniger polyëdrische Form an. Bei den Radiolarien, über deren Keimbildung wir R. Hertwig[1]) schöne Beiträge verdanken, und welchen nach diesem die Fortpflanzung durch Schwärmsporen wahrscheinlich ausnahmslos zukommt, so dass sie als ein auch systematisch wichtiger Character der Gruppe angesehen werden kann[2]), besitzt jede Spore an ihrem vorderen Ende einen homogenen Kern und an ihrem hinteren Ende einen Haufen von Fettkörnchen; sehr häufig liegt neben dem letzteren noch ein wetzsteinförmiges krystallähnliches Stäbchen von unbekannter Bedeutung. Die Fortbewegung wird durch eine einzige Geissel bewirkt, welche seitlich am vorderen Ende angebracht und verhältnissmässig sehr lang ist. Die Entwicklung der Schwärmer findet in den Centralcapseln statt, welche gleichsam als Sporangien fungiren. In dem Stadium der Sporulation kriechen bei den Polyzoën alle Centralcapseln zu einem Haufen im Centrum der Gallerte zusammen. Die Folge ist, dass das Thier, beziehungsweise die Colonie, als ein kreideweisser Fleck zu Boden fällt. Allmählich trennen sich die einzelnen Schwärmeranlagen von einander, bewegen sich mit Hülfe der Geisseln und sprengen nach heftigen, lange andauernden tumultuarischen Bewegungen die Capselmembran, um sich in grossen Schwärmen nach aussen zu entleeren. Ihr weiteres Schicksal ist leider unbekannt, da alle Versuche, sie zu jungen Radiolarien zu züchten, bisher fehlgeschlagen sind; es ist sogar nicht einmal möglich gewesen, zu beobachten, dass die Schwärmer ihre Geissel verlieren und in den Rhizopodenzustand übergehen. Nach der Entleerung der Schwärmer bleibt nur die Gallerte zurück, woraus entnommen werden kann, dass alle lebenden Theile des Organismus zur Bildung von Schwärmern aufgebraucht werden.

Die Encystirung, welche in den eben beschriebenen Beispielen als ein Symptom der beginnenden Sporulation und als eine Vorbereitung zu derselben fungirte, tritt häufig auch in der Entwicklung der jungen Schwärmsporen auf. Unmittelbar nach der Entstehung der letzteren, und noch ehe dieselben sich von einander getrennt haben, wird sie bei dem von Haeckel im Schlamme des Hafenbeckens von Puerto del Arrecife auf Lanzarote entdeckten Myxastrum radians wahrgenommen, wo vor dem Ausschwärmen die jungen Sporen, in welche der kugelige mütterliche Körper zerfällt, sich radial gegen den Mittelpunct desselben ordnen und spindelförmige Kieselhüllen ausschwitzen, aus denen sie später ausschlüpfen[3]). Noch viel deutlicher als in diesem, vielleicht eine mehrfache Deutung zulassenden Falle sind die Encystirungen, welche mit Ruhezuständen, die in die Entwicklung der freischwärmenden und eine Art von Metamorphose durchmachenden Sporen eingeschaltet sind, verknüpft sind, wie z. B. bei Euglena und manchen anderen. Uebrigens sind vielleicht oder wahrscheinlich diese Cystenbildungen keine durchaus nothwendigen Glieder des Entwicklungsganges, sondern treten

---

1) R. Hertwig, der Organismus der Radiolarien. 1879, p. 129.

2) Ebendaselbst p. 130. 3) Haeckel, Reich der Protisten, p. 72.

in diesen bloss ein, wenn hemmende und störende Einflüsse die Existenz der jungen und zarten Organismen gefährden, wie z. B. die Schwierigkeit genügender Ernährung, der Uebergang in ungeeignete Temperaturen, Veränderung des Concentrationsgrades oder der chemischen Zusammensetzung der Lösung, welche das Medium vorstellt, in welchem die Thiere leben, und andere vielleicht zur Zeit noch unbekannte Ursachen[1]. Da in solchen Fällen im Inneren der Cyste keine wesentliche Veränderung erfolgt, dieselbe vielmehr bei Wiedereintritt passender äusserer Verhältnisse gesprengt oder resorbirt wird und das jugendliche, gleichsam eine Larve vorstellende Wesen wieder in die freie Beweglichkeit zurückkehren lässt, so ist diese Art von Encystirung wohl analog der unter anderen Entwicklungsverhältnissen auftretenden (z. B. der oben in dem Theilungsgange der Opalinen geschilderten) und sicherlich grundverschieden von derjenigen, die ganz regelmässig an manchen, zur Sporulation sich anschickenden reifen Organismen eintritt, während, so weit wir dies zu constatiren vermögen, die äusseren Lebensbedingungen unverändert blieben.

In welcher Weise aber wird nun aus dem Keim oder der Spore wieder ein Organismus gleich dem, aus welchem sie hervorging? — Diese Frage, welche sicherlich von allerbedeutsamstem Interesse ist und vorhin schon gelegentlich der Keimbildung der Radiolarien beiläufig berührt wurde, führt uns auf den wunden Punct unserer Kenntniss von der Keimbildung nicht nur der Radiolarien, sondern auch vieler anderer auf diese Weise sich fortpflanzenden Thiere. Vergebens hat man sich bemüht, eine zusammenhängende Beobachtungsreihe an einem und demselben Thiere zu gewinnen. Hinsichtlich der Radiolarien hat R. Hertwig in seinem auf diese bezüglichen Werke einige der Hauptursachen dieser bedauerlichen Thatsache zusammengestellt[2]. Wenn wirklich die Fortentwicklung der Keime über das Schwärmerstadium hinaus in der Tiefe des Meeres stattfindet, und dieselben erst in ihrer definitiven Gestalt wieder auftauchen, um bis zum Eintritt in das Fortpflanzungsgeschäft ein pelagisches Leben zu führen, so muss man zugeben, dass unsere Hoffnung auf eine baldige bessere Orientirung über diese Frage auf gar schwachen Füssen steht. Ja, das ohnediess tiefe Dunkel, das uns hier von dem Boden der Thatsachen auf die unzuverlässigen Steige der Vermuthungen überzutreten zwingt, wird noch verwirrender durch die Rolle, welche der Parasitismus niederster Lebensformen in dem Bereiche der in Frage stehenden Thiere spielt. Wiederholt sind Irrthümer hinsichtlich der Bildung endogener Keime oder Sporen nachgewiesen worden (z. B. durch Metschnikoff und Bütschli an Paramaecien und Stylonychien, durch Engelmann an Vorticella[3]), welche dadurch möglich sind und waren, dass die vermeintlichen Keimkugeln nichts anderes als von aussen eingedrungene Acinetinen waren, welche sich innerhalb der von ihnen heimgesuchten Wirthe vermehrten, und deren Nachkommenschaft dann wieder ausschwärmte.

---

1) Vergl. Hofmeister, physiologische Botanik, Bd. II, p. 311.

2) R. Hertwig, Organismus der Radiolarien, p. 128. 3) Claus, Grundzüge, p. 195.

II.

Die Conjugation im weiteren Sinne als Zwischenglied zwischen der ungeschlechtlichen und geschlechtlichen Fortpflanzung.

Das Gefühl der Unsicherheit, das hinsichtlich der Beurtheilung von Fortpflanzungsvorgängen sich gelegentlich schon bei Erscheinungen aus dem Bereiche der inneren Knospung, mehr noch auf dem der Keim- oder Sporenbildung einstellt, steigert sich noch, wenn wir in die Untersuchung der Frage nach der Bedeutung von Vorgängen eintreten, die seit lange unter dem Namen „Conjugation“ oder „Copulation“ den Gegenstand lebhafter Meinungsdifferenzen bilden. Ungleich stärker, als selbst in den zweifelhaftesten der bis jetzt erörterten Fälle, haben wir bei ihnen die Empfindung, auf einem streitigen Grenzgebiete zwischen monogener und amphigener Zeugung uns zu befinden, auf welchem jeder Schritt nach rechts oder links das schwankende Urtheil nach dieser oder jener Seite treibt. Während in Bezug auf innere Knospung und Keimbildung die Aehnlichkeit mit der sexuellen Fortpflanzung hier und da vornehmlich in dem localen Auftreten und in der Gestalt der Producte der Fortpflanzungsacte bestand, wird sie hinsichtlich der Conjugation sowohl durch mancherlei dieselbe vorbereitende Vorgänge, als auch durch den gesammten Verlauf namentlich in einigen Formen derselben bewirkt. Jene bewogen schon den meines Wissens ersten Beobachter derselben, Leeuwenhoek, sie im Sinne einer Art Begattung zu deuten.

Seit jener Zeit sind Conjugationserscheinungen von zahlreichen Forschern bei vielerlei Protozoën wahrgenommen und beschrieben worden, und es fehlt uns durchaus nicht an sorgfältigen Darstellungen der Beobachtungen selbst, wie wir deren z. B. von F. E. Schulze, Stein, Balbiani, R. Hertwig u. Lesser, Gabriel, Engelmann, Cohen und namentlich O. Bütschli besitzen; aber um das Wesen des Conjugationsprocesses und insbesondere seine Folgen zu beurtheilen, sind sie doch noch nicht entscheidend. Nicht nur, dass sie in Punkten, die der Aufklärung dringend bedürfen, empfindliche Lücken zeigen, widersprechen sie sich auch in den Hauptresultaten immerhin doch noch so sehr[1]), dass von einer Klarheit und bedingungslosen Anerkennung derselben nur nach einigen Richtungen hin, die in der Folge gebührend betont werden sollen, die Rede sein kann. Wie mannigfaltig und offenbar nach ihrem Wesen verschiedenartig diejenigen Vorgänge sein können, die man bis jetzt mit den allermeist als synonym gebrauchten Namen Conjugation und Copulation bezeichnet hat, will ich zunächst durch ein paar Beispiele zu belegen versuchen.

---

[1]) Man vergleiche nur die principiellen Differenzen in den Anschauungen etwa von Stein und von Balbiani über die Abstammung der Keimkugeln, resp. Eier von Stylonychia, wie sie kurz in Engelmann's Arbeit: Ueber Entwicklung und Fortpflanzung von Infusorien, Morph. Jahrb. I, p. 603 u. f., dargelegt sind.

Die Keime von Troglodytes zoster Gabr. nehmen nach einiger Entwicklung eine characteristische Gestalt an, welche der Autor „Monostigmaform“ genannt hat. Je zwei dieser Monostigmen verschmelzen mit dem Theile ihrer Körper, der dem Stigmenpole entgegengesetzt ist, und bilden nun eine neue, die sogenannte „Diplostigmaform“. Erst diese, niemals ein einzelnes Monostigma, ist im Stande, sich nach und nach weiter zu der Gestalt des ursprünglichen Erzeugers, des Troglodytes zoster, zu entwickeln[1]. Jene Verschmelzung zweier Monostigmen zu einem Diplostigma, zeitlich weit von der Fortpflanzungsperiode des Troglodytes weggerückt, steht offenbar mit dieser in einer nur sehr indirekten Beziehung, höchstens insofern, als die Lebensthätigkeit des Diplostigma im Vergleich zu dem Monostigma erheblich gesteigert erscheint, und der ganze Entwicklungsgang nach der Verschmelzung sich beschleunigt. Man würde diese Art der Vereinigung zweier Individuen zu einem neuen passend von der Conjugation als Copulation im engern Sinne oder als Zygose abzweigen, und darunter eine totale Verschmelzung zweier Individuen zu einem neuen verstehen, das sich ohne weitere Absonderlichkeiten zu einem irgendwie fortpflanzungsfähigen Thiere entwickelt; sie schliesst eine, etwa nach einer gewissen Dauer des Verschmelzungsprocesses wieder eintretende Trennung der Individuen unter allen Umständen aus und steckt so diesen die Grenzen ihrer Einzelexistenz[2]. Es würden hierher z. B. die Vereinigung mehrerer Schwärmer von Monas amyli zu einer Amoebe, von Myxomycetenschwärmern zu einem Plasmodium, von zwei oder mehreren Gregarinen in einer einzigen Cyste, deren Inhalt alsbald ein homogener wird, gehören; ähnlich ist vielleicht auch die Abnahme der Zahl der Keimkugeln bei Actinosphaerium Eichhornii zu erklären, für welche F. E. Schulze[3] zwar keine Zygose hat wahrnehmen können, während sie Anton Schneider[4] wiederholt behauptet hat; nach Gabriel's Meinung möchten hierher auch die Verschmelzungsvorgänge unter den Kernen der Furchungszellen im Nematodenei[5] zu rechnen sein. Vereinzelt kommt die Zygose noch weit aufwärts in der Reihe der Thiertypen vor, z. B. unter den Würmern. Das Diplozoon paradoxum entsteht durch die Verschmelzung zweier Einzelthiere eines Trematoden, der im isolirten Zustande unter dem Namen Diporpa bekannt ist, und der erst nach dieser Vereinigung vollständig entwickelte Geschlechtsorgane erhält[6]. Diese Copulation geschieht nicht durch Verbindung der beiden Bauchsaugnäpfe, sondern dadurch, dass diese Näpfe sich je auf der Rückenfläche des Partners, die zu diesem Zwecke eine kleine Hervorragung trägt, ansaugen[7]; so erklärt sich namentlich die Kreuzung der beiden in einem Diplozoon verbundenen Körper.

---

[1] B. Gabriel, Untersuchungen über Morphologie, Zeugung und Entwicklung der Protozoën. I. Der Entwicklungscyclus von Troglodytes zoster. Morph. Jahrb. I, p. 543--570. Tfl. XX.

[2] Gabriel, l. c. p. 545.

[3] F. E. Schulze, Rhizopodenstudien. Arch. f. mikr. Anatom. Bd. X, p. 328—350.

[4] Ant. Schneider, Zur Kenntniss der Radiolarien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXI, p. 507; und Ant. Schneider, Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte der Radiolarien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIV, p. 579—580.

[5] Auerbach, organologische Studien. 3. Abschnitt, p. 210—214. Fig. 3—8.

[6] v. Siebold, über d. Conjugat. d. Diploz. parad Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. III, p. 62—68.

[7] Zeller, Untersuchungen über die Entwicklung des Diplozoon paradoxum. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXII, p. 168—180. Tfl. XII.

Abgesehen von der höchst undeutlichen oder fehlenden Verknüpfung mit dem eigentlichen Generationsvorgange, zeigt sich die untergeordnete Bedeutung der Zygose auch darin, dass sie gelegentlich in dem Entwicklungsgange der Thiere, in welchem sie der Regel nach vorkommt, sich als nicht absolut nothwendig erweist, wie denn nach Lieberkühn einige Gregarinen ohne vorhergegangene Zygose sofort in Pseudonavicellen sich verwandeln.

Verschmelzungsvorgänge ganz anderer und viel bedeutsamerer Art zeigen die aus der oben erwähnten Diplostigmaform hervorgehenden ausgebildeten Individuen von Troglodytes zoster, wenn sie bei ihren Ortsveränderungen einander nahe gekommen, und ihre Pseudopodien dabei auf einander getroffen sind. Sie wenden alsdann ihre Schalenöffnungen und die aus ihnen tretenden Pseudopodienbüschel einander zu, bis dieselben genau gegenübergestellt sind. Alsdann verschmelzen die Pseudopodienmassen zu einem Knoten mit strahlig geordneten körnchenlosen Fortsätzen ohne wahrnehmbare Bewegungserscheinungen. Nach etwa halbstündiger Dauer der Vereinigung werden die Pseudopodienmassen wieder eingezogen, so dass die Selbstständigkeit der Individuen wieder hergestellt ist. Durch diese Verschmelzung der Pseudopodien wird ein Austausch gleichartiger Leibessubstanz vermittelt, welche zugleich ferneren, freilich zunächst nicht weiter definirbaren Differenzirungen unterliegt, worauf namentlich die beträchtlich veränderte Färbung des Verschmelzungsknotens schliessen lässt.[1]) Dieser Austausch von Leibessubstanz involvirt eine gegenseitige Beeinflussung beider Individuen und eine Anregung ihrer Lebensthätigkeit in der Weise, dass sie nach stattgehabter Trennung alsbald Veränderungen ihres Gesammtleibes erkennen lassen, die auf eine (von Gabriel auch weiter verfolgte) Keimproduction schliessen lassen.

Hier haben wir es mit einem Falle echter Conjugation im engeren Sinne zu thun, d. h. mit einer Verschmelzung von begrenzter Dauer unter zwei (oder mehreren) gleichwerthigen Individuen, während welcher die Thiere nicht nur äusserlich an einander haften, sondern einen partiellen Austausch ihrer Protoplasmaleiber in's Werk setzen, der sie zur Fortpflanzungsthätigkeit unter, im Uebrigen den früher beschriebenen Arten der ungeschlechtlichen Fortpflanzung eigenthümlichen Erscheinungen (Theilung, Knospung, Keimbildung) befähigt, welche in der Regel alsbald nach Trennung der Thiere sich bemerklich macht. Somit bleibt bei der Conjugation im engeren Sinne die Individualität der conjugirt gewesenen Thiere gewahrt. Die Frage, ob ohne Conjugation ein also coelibatärer Troglodytes zur Sterilität würde verurtheilt sein, beantwortet Gabriel in ziemlich bestimmter Weise bejahend.

In ähnlicher Weise vollzieht sich dieser, zur Zeugung unzweifelhaft in einem ganz directen Zusammenhange stehende Vorgang bei sehr zahlreichen Infusorien; ja, manche im eben angeführten Beispiel weniger deutliche Erscheinungen treten oft viel prononcirter auf. So findet man von Cyphoderia margaritacea Schlumberger oft je zwei mit den Mündungen ihrer Panzer genau an einander haftend[2]), in ähnlicher Lage ganz gewöhnlich Difflugien, ebenso Pleurophrys fulva, bei der schon Archer Strömungen der körnchenreichen Protoplasmamasse aus einer Schale in die andere hinüber und herüber treten sah[3]), oder bei

[1]) Gabriel, l. c. p. 543—544.
[2]) Fr. Eilh. Schulze, Rhizopodenstudien. Arch. f. mikroskop. Anatom. Bd. XI, p. 113.
[3]) Ebenda p. 124—125.

Arcella vulgaris, bei welcher Bütschli[1]) auch die Folgezustände, leider nur in ihren Anfängen, hat beobachten können.

Da die Lage, in der die Conjugation zur Ausführung kommt, eine höchst mannigfaltige ist, so ergeben sich mancherlei Unterscheidungen in ihrem Bereiche; man würde terminale, laterale, orale, aborale, regellose Conjugation unterscheiden können. So ist sie bei Paramaecien und mehreren obengenannten terminal und oral zugleich, lateral häufig bei Oxytrichinen und Chilodonten, regellos bei manchen Acetinen. Wichtiger ist vielleicht der Unterschied, der sich für den Verlauf des Conjugationsvorganges daraus ergiebt, ob eine bereits vorhandene Körperwand- oder Schalenöffnung zum Austausch des Protoplasma benutzt wird, oder eine solche ad hoc gebildet wird. Im letzteren Falle ist die Resorptionsleistung, die zur Beseitigung der Trennungswände erforderlich ist, bisweilen nicht unbeträchtlich, z. B. bei der eine verhältnissmässig feste und dicke Cuticula besitzenden Noctiluca miliaris[2]).

Uebrigens sind keineswegs alle Verschmelzungen oder Zusammenballungen zweier oder mehrerer Individuen derselben Art als Erscheinungen aufzufassen, die mit der Fortpflanzung in Beziehung stehen. Die ganz willkürlichen, namentlich nicht oralen Aneinanderlagerungen von Gromia socialis Carter, welche allen Beobachtern dieses Thieres als sehr characteristisch aufgefallen sind, werden vielfach als Conjugationen gedeutet; indessen erscheint dies Fr. Eilh. Schulze[3]) sehr zweifelhaft; vielleicht liegen hier Coloniebildungen oder andere, auf Ernährungserleichterungen bezügliche Erscheinungen zu Grunde. Bei Gregarinen entsteht zuweilen statt der conjugatio vera eine conjugatio spuria dadurch, dass statt der Verschmelzung mehrerer Thiere in einer gemeinsamen Cyste jedes Thier sich selbstständig encystirt hat, und die Cysten aneinandergelagert sind.

Erst in der allerneuesten Zeit haben gewisse, namentlich bei Vorticellinen, Ophrydinen, Spirochonien, Trichodinen vorkommende Erscheinungen, die früher als Knospung beschrieben worden sind, ihre richtige Deutung durch die, von ihrem Entdecker Stein so genannte „knospenförmige Conjugation" erhalten. Während an den bis jetzt besprochenen Conjugationsvorgängen sich zwei, soweit unsere Unterscheidungsmittel reichen, gleichartige Individuen betheiligen, besteht dieser höchst eigenthümliche Vorgang, der an die geschlechtliche Vermehrung bei manchen Algen (z. B. bei Oedogonium) erinnert, im Wesentlichen in der Verschmelzung zweier ungleichen Entwicklungsstufen von Einzelwesen einer Art, z. B. eines Schwärmers mit einem festsitzenden Individuum[4]). Bei den auf Vorticella microstoma gerichteten Untersuchungen ist es Engelmann[5]) geglückt, die Entwicklung und Losreissung der Knospe vom Mutterthier zu beobachten und ihr zu folgen, bis sie sich mit einem anderen Individuum conjugirt hatte. „Anfangs schwärmte die Knospe, der Form nach gewöhnlichen schwärmenden Vorticellen gleich, mit ziemlich constanter Geschwindigkeit und immer um ihre

---

[1]) O. Bütschli, zur Kenntniss der Fortpflanzung bei Arcella vulgaris Ehrbg. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XI.

[2]) Cienkowsky, über Noctiluca miliaris. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. IX, 1873, p. 56. Tfl. V, fig. 47.

[3]) Fr. E. Schulze, Rhizopodenstudien. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XI, p. 122.

[4]) R. Hertwig, Podophrya etc. Morphol. Jahrbuch. I, p. 64.

[5]) Th. W. Engelmann, über Entwicklung und Fortpflanzung von Infusorien. III. Weitere Schicksale der Knospen von Vorticella microstoma; knospenförmige Conjugation. — Morph. Jahrb. I, p. 582—584.

Längsaxe rotirend, meist in ziemlich grader Linie durch den Tropfen. Nach 5—10 Minuten, als sie zufällig in die Nähe einer festsitzenden Vorticella gerathen war, änderte die Knospe, wie mit einem Ruck, ihre Richtung und nahte nun, tanzend wie ein Schmetterling, der um eine Blume spielt, der Vorticelle, glitt wie tastend und dabei immer um die eigene Längsaxe rotirend, auf ihr hin und her. Nachdem dies Spiel minutenlang gedauert hatte, auch wohl nach einander bei verschiedenen festsitzenden Individuen wiederholt worden war, setzte sich die Knospe endlich fest, und zwar meist am aboralen Pole, nahe dem Stiele. Nach wenigen Minuten war die Verschmelzung schon merklich im Gange, nach mehreren Stunden war die Knospe ganz aufgenommen, die Conjugation beendigt". Den Beobachtungen Engelmann's zufolge können sich selbst zwei Knospen auf demselben Träger fixiren und mit ihm verschmelzen.

Da bei der knospenförmigen Conjugation eine nachmalige Trennung in zwei Individuen nicht stattfindet, so würde man sie in den Bereich der Zygose zu rechnen haben; indessen kommen ihr, wie sich gleich ergeben wird, in den durch sie beeinflussten oder hervorgerufenen Folgeerscheinungen derart abweichende Merkmale zu, dass man ihr neben Copulation und Conjugation (im engeren Sinne) eine selbstständige Stellung einräumen muss.

Welches ist nun aber das feinere Detail der allen diesen in ihren äusseren Umrissen geschilderten Erscheinungen zu Grunde liegenden Vorgänge? Welche physiologische Bedeutung und welche Folgen haben dieselben?

Die sie begleitenden accessorischen Erscheinungen sind derart, dass man es nicht wunderbar finden kann, wenn gleich die ersten Beobachter an geschlechtliche Vorgänge gedacht haben. Namentlich haben Balbiani und im Anschlusse an diesen Stein, trotz erheblicher Differenzen unter einander, die geschlechtliche Natur der Conjugation (im weiteren Sinne) betont. Balbiani sah sie gradezu als eine Begattung an, etwa nach Art von Wechselzwittern, bei der ein Austausch von Samenballen, dann Wachsthum des Ovariums und Zerfall desselben durch wiederholte Theilung in „Eier" stattfände, welche nach geschehener Befruchtung abgelegt würden; alsdann träte Schwund des Ovariums und Reconstruction des Nucleus und Nucleolus ein. Stein dagegen glaubt, dass erst nach stattgefundener Conjugation die Zoospermien reifen, dass der Nucleus jedes Thieres einem Ovarium oder einer Placenta, der Nucleolus einem Hoden oder einer Samenblase entspreche, auch die „Eier" nicht abgelegt, sondern die Embryonen innerhalb des mütterlichen Körpers, zum Theil vielleicht in Keimkugeln, entwickelt und lebendig geboren werden.

Embryonal- und Keimkugelhypothese sind unhaltbar geworden, seit Balbiani[1]) 1860 an Stylonychia, Urostyla und Paramaecium, Metschnikoff[2]) und Bütschli an Paramaecien und Stylonychien, Engelmann[3]) an Vorticella microstoma nachgewiesen haben, dass die vermeintlichen Keimkugeln Acinetinen sind, die sich von aussen eingebohrt haben, sich vermehren und ihre Brut wieder ausschwärmen lassen.

---

[1]) Compt. rend. 1860. T. LI, p. 319—322.

[2]) El. Metschnikoff, über die Gattung Sphaerophrya. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1864, p. 258—261.

[3]) Th. W. Engelmann, über Entwicklung und Fortpflanzung von Infusorien. IV. Embryonalhypothese und Parasitentheorie. Morph. Jahrb. I, p. 592—594. — In dem bezeichneten Abschnitte findet sich p. 584—602 eine ausführliche Darlegung aller, auf die durch die Ueberschrift angedeutete Streitfrage bezüglichen Daten.

Es ist namentlich Bütschli's und Engelmann's Verdienst, den Sachverhalt soweit geklärt zu haben, dass, soviel auch noch Lückenhaftes und Dunkles unseren theoretischen Vorstellungen über Conjugation im Allgemeinen anhaftet, jedenfalls die von Stein ausgesprochene Ansicht über die Bedeutung von Nucleus und Nucleolus bei diesem Vorgang, die mit der oben gelegentlich der Besprechung von Theilung und Knospung dargelegten über den, einem wahren Zellkerne entsprechenden Werth beider in directem Widerspruche stand, nur noch ein historisches Interesse hat.

Was die Copulation oder Zygose in unserem Sinne betrifft, so pflegen sich die Nuclei der zusammentretenden Thiere zu vereinigen, worauf aus dem Verschmelzungsproduct wieder ein normales, durch Theilung etc. sich fortpflanzendes Thier hervorgeht[1]). Die Umstände, unter denen Zygose einzutreten pflegt, werfen auf die durch sie gelöste physiologische Aufgabe einiges Licht. Wenn ein durch Theilung sich fortpflanzendes Infusor eine Reihenfolge derartiger Vorgänge erlitten hat, so tritt eine Erschöpfung ein, in Folge deren zunächst die Pausen zwischen den Theilungen immer grösser werden, bis schliesslich die Vermehrung vollständig stillsteht. Derartig in Bezug auf Lebensenergie und Körpergrösse reducirte Individuen pflegen sich dann durch Copulation mit einander zu verschmelzen. Dieser Process bedeutet daher eine Verjüngung des Organismus, die sich zunächst in gesteigerter Lebensthätigkeit, kräftigem Wachsthum und alsbaldigem Eintritt neuer Vermehrungsfähigkeit zu erkennen gibt. Wahrscheinlich tritt bei der Verschmelzung und Umgestaltung der Nuclei das ein, worin Bütschli das Wesen der Conjugation überhaupt sucht, eine gänzliche oder theilweise Entfernung des alten und Hervorbringung eines neuen Kernes[2]). Ja, auch wo, wie in dem oben angezogenen Falle von Troglodytes zoster, jugendliche, fast noch am Anfange ihrer Entwicklung stehende Formen durch Copulation sich vereinigen, scheint auf diese Weise nur eine auf Nucleusbildung bezügliche Aufgabe gelöst zu werden: Die sich vereinigenden Monostigmen sind kernlos, in Folge ihrer Vereinigung und der in dem Diplostigma erhöhten Lebensthätigkeit entsteht in diesem ein neuer Kern[3]).

Bei der Conjugation im engeren Sinne scheint in vielen Fällen während der gegenseitigen Beeinflussung der vorübergehend vereinigten Thiere der Kern sich gänzlich passiv zu verhalten, z. B. liegen Nucleus und Nucleolus während der Conjugation von Troglodytes in beiden Individuen nahe dem aboralen Pole, wie Gabriel angibt, gänzlich indifferent, während sich sonst überall deutliche Einwirkungen des Protoplasmaaustausches bemerklich machen. Später entziehen sich beide, während in ziemlich lebhafter Weise die Ausbildung der „Befruchtungskörper" stattfindet, jeder weiteren Beobachtung, und es neigt Gabriel sich der Annahme zu, dass sie schrumpfend gänzlich atrophiren[4]). Ihre Betheiligung an der Entstehung und Entwicklung der „Befruchtungskörper" ist demnach unentschieden geblieben.

---

[1]) O. Bütschli, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. 1876, p. 239 (die Beobachtung auf Vorticella nebulifera bezüglich); auch: Strasburger, über Befruchtung und Zelltheilung. 1878, p. 81.

[2]) O. Bütschli, vorläufige Mittheilung einiger Resultate von Studien über die Conjugation der Infusorien und die Zelltheilung. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXV, p. 440—441.

[3]) Gabriel, Untersuchungen über Morphologie etc. Morphol. Jahrb. I, p. 565.

[4]) ebendaselbst p. 551.

In anderen Fällen, z. B. bei der lateralen Conjugation der Oxytrichinen, zieht sich der doppelte, durch einen feinen Faden zusammengehaltene Nucleus in jedem Individuum[1]) zu einem einzigen zusammen[2]); in ganz ähnlicher Weise verschmelzen rosenkranzähnliche oder langgestreckte hufeisenförmige Nuclei anderer Infusorien und bilden dabei einen kugeligen Körper. Die streifige oder „faserige“ Beschaffenheit, welche bei diesen Umformungen die Kerne erhalten, und welche zur Annahme der Bildung von Samenfädenbündeln in ihnen verführt hat, ist nichts der Conjugation Eigenthümliches, vielmehr auch bei Theilungs- und Knospungsvorgängen von vielen Forschern Beobachtetes und Hervorgehobenes (z. B. bei Podophrya gemmipara u. A.).

Umgekehrt metamorphosirt sich der Kern in vielen anderen Fällen vor oder auch erst nach der Trennung der Paare in einen gewundenen und dabei oft verzweigten Strang, der sich in Fragmente theilt, die später nicht mehr gefunden werden.

Hinsichtlich des Schicksals dieser Fragmente und überhaupt des weiteren Verlaufes ergibt sich namentlich aus den Arbeiten Engelmann's und Bütschli's etwa Folgendes: So sehr die Einzelheiten in den verschiedenen Beobachtungsreihen auch Abweichungen, selbst bei einer und derselben Species[3]), aufweisen, so ist doch in der Hauptsache der Verlauf immer derselbe. Die Nuclei der conjugirt gewesenen Thiere spalten sich unter beträchtlicher Aenderung ihrer physikalischen und wohl auch chemischen Structur in immer kleinere Fragmente (die vermeintlichen „Keimkugeln“, „Embryonen“, „Eier“ etc.) und werden darnach ganz neu wieder aufgebaut[4]). Die Metamorphosen des Nucleolus, welche wohl den schwierigsten Punkt in den auf Conjugation bezüglichen Untersuchungen bilden, können dagegen noch nicht als völlig sicher oder nach einem gemeinsamen Grundgesetze erfolgend dargestellt werden. Seine Theilung ist wiederholt mit Sicherheit beobachtet worden (in 2, 4, 8 Theile, die irrthümlich sogenannten „Samencapseln“)[5]), ebenso, dass vor oder nach der ersten oder zweiten Theilung desselben die Nucleoli ausgetauscht werden[6]), in einigen Fällen sicher, in anderen wahrscheinlich. Dass der Zerfall des Nucleus zeitlich nicht von dem Verhalten des Nucleolus abhängig ist, wird von Engelmann bestimmt ausgesprochen; dagegen scheint dem Wiederaufbau der Kernsubstanz das Verschwinden der Nucleoli vorangehen zu müssen. Ganz ungewiss bleibt noch, wie der spätere einfache Nucleolus sich wieder bildet.

Ganz ähnlich sind auch die Resultate der Beobachtungen bei der knospenförmigen Conjugation[7]). Die Fragmente der Kerne der Knospe und des Trägers mischen sich mit einander und bilden bald einen einzigen unregelmässig gestalteten Haufen. Der geschrumpfte Rest der Knospe schwindet bald gänzlich. Etwa nach 24 bis 30 Stunden beginnt dann die

---

[1]) Vergleiche die Abbildungen zu Sterki's Beiträgen zur Morphologie der Oxytrichinen. Z. f. wiss. Zool., Bd. XXXI.

[2]) Zuerst von Balbiani gezeigt, s. Claus. Grundzüge, p. 191.

[3]) So nach Engelmann und Bütschli bei Paramaecium aurelia, s. Engelmann, Entwicklung und Fortpflanzung der Infusorien etc. Morph. Jahrb. I, p. 606.

[4]) ebendaselbst p. 609 u. 618. [5]) ebendaselbst p. 609.

[6]) Bütschli, Einiges über Infusorien. Arch. f. mikroskopische Anatomie, Bd. IX, 1873, p. 664, und Tfl. XXV, Fig. 2; sowie Engelmann. l. c. p. 626—627.

[7]) Engelmann, l. c. p. 626—627.

Regeneration des Nucleus, die rasch fortschreitet und bald das Thier wieder mit einem gewöhnlichen hufeisenförmigen Nucleus ausgestattet erscheinen lässt.

Demnach ergiebt sich als das Wesen der Conjugation der Infusorien überhaupt eine Reorganisation, Verjüngung oder Umprägung des ganzen Körpers. Der Nucleus ist keine Keimdrüse; wo Nucleus und Nucleolus zusammen vorkommen, ist keiner von beiden, sondern erst beide zusammengenommen dem Zellkerne homolog, und die zwischen beiden sich abspielenden Vorgänge klingen allerdings so sehr an sexuelle Vorgänge an, dass Engelmann[1]) geradezu von einer geschlechtlichen Differenzirung des Kernes redet. Wir hätten dann den sehr merkwürdigen Fall eines Hermaphroditismus einer einzelnen Zelle vor uns. Ihre höchste Ausbildung würde diese Differenzirung in der knospenförmigen Conjugation finden, in welcher die, wie Mikrogonidien fungirenden Knospen auf die Träger als Makrogonidien einwirken; und während z. B. in den gewöhnlichen Fortpflanzungserscheinungen der Theilung und echten Knospung Vorticella microstoma geschlechtslos ist, würde sie während der knospenförmigen Conjugation sich uns als getrenntgeschlechtlich darstellen.

Jedenfalls, wie auch alle diese verwickelten und schwierig zu entscheidenden Fragen liegen mögen, kommt der Conjugation in der Reihe der Fortpflanzungsarten eine selbstständige Stellung zu, in welcher sie naturgemäss als verbindendes Zwischenglied zwischen die monogenen Zeugungsarten und die amphigene Fortpflanzung tritt.

---

[1]) Engelmann, l. c. p. 628.

f

III.

Die geschlechtliche Fortpflanzung.

Diese, die geschlechtliche Fortpflanzung (digene, sexuale, amphigene Zeugung, Generatio sexualis s. Amphigonia) erscheint unter allen Zeugungsarten als die verwickeltste und durch alle übrigen Lebenserscheinungen durchgreifendste; zugleich ist ihre Verbreitung im Thierreiche eine allgemeinere als die irgend einer anderen Vermehrungsart. In ihren augenfälligeren Erscheinungen namentlich bei den höher organisirten Thieren ausgeprägt, galt sie lange Zeit für auf diese beschränkt und als die einzige elterliche Zeugungsart überhaupt.

Während bei der Monogonie das einzelne, vom elterlichen Organismus sich ablösende Wachsthumsproduct ohne Mitwirkung eines zweiten zur selbstständigen Entwicklung befähigt ist, wird in Folge der Differenzirung, auf der die Entstehung der „Geschlechter“ beruht, das ursprünglich durch jeden Theil des Organismus über die Grenzen des Individuums hinaus ausführbare Wachsthum an das materielle Zusammenwirken, an die geschlechtliche Vermischung zweier verschiedener Wachsthumsproducte gebunden, nach welcher erst das eine von beiden befähigt ist, zu einem Einzelwesen mit conservirten specifischen Merkmalen sich auszubilden. Diese einander gleichsam polar entgegengesetzten Wachsthumsproducte bezeichnen wir als Zeugungsstoffe oder, geleitet von den Vorstellungen, die sich aus dem weitgehenden Einflusse derselben auf die sie hervorbringenden Individuen in niederen wie höheren Thierabtheilungen ergeben, als Geschlechtsstoffe (Producta genitalia), die entweder befruchtende männliche, oder befruchtungsfähige oder befruchtungsbedürftige weibliche sind. Jene nennen wir Samen (Sperma), diese Eier (Ova); die ersteren sind niemals für sich allein entwicklungsfähig, wohl aber die letzteren, wie wir seit der Entdeckung der Parthenogenesis wissen, durch welche unsere bis dahin scheinbar so sicher gezogene Grenze zwischen Monogonie und Amphigonie in bedenklicher Weise verwischt worden ist. Der Versuch, das unterscheidende Merkmal in den Besitz keimerzeugender Organe oder Organgruppen, sogenannter Geschlechtsapparate, zu legen, muss als verunglückt angesehen werden, da bei manchen niederen Thieren keine gesonderten Bildungsstätten für die unzweifelhaft ihnen zukommenden Geschlechtsproducte haben constatirt werden können, anderentheils die Knospenstöcke und die Sporangien ähnlichen Apparate, die wir gelegentlich der Besprechung der monogenen Zeugungsarten kennen gelernt haben, die grösste Aehnlichkeit mit denjenigen Veranstaltungen besitzen, denen die Bildung der weiblichen Zeugungsstoffe obliegt. Um nicht im weiteren Fortgange unserer Untersuchung genöthigt zu sein, auf Schritt und Tritt die Ausnahmestellung der parthenogenetischen Erscheinungen betonen zu müssen, schliessen wir sie, die

wir schon früher als eine, aus der geschlechtlichen Zeugung abzuleitende regressive Erscheinung hervorgehoben haben, bis zu deren specieller Betrachtung gänzlich aus und halten als Kriterium der geschlechtlichen Zeugung die materielle Verbindung der beiden Geschlechtsproducte, des Eies und des Sperma, fest, einen Vorgang, auf den überaus wichtige Erscheinungen der Lebewelt zurückzuführen sind, nämlich die Uebertragung elterlicher Eigenschaften auf das Kind, das, was wir jetzt „Vererbung“ nennen, und was gleichbedeutend ist mit Carl Ernst von Baer's „Typus der Entwicklung“.

A. Die Zeugungsstoffe.

Sowohl die männlichen, als auch die weiblichen Zeugungsstoffe entstehen aus Elementartheilen des Organismus, d. h. aus Zellen. Aus den das Sperma erzeugenden Zellen, den Samenzellen, gehen zu allermeist durch Umbildung eines Theiles derselben die Samenkörperchen (Corpuscula seminis) oder Samenfäden (Fila spermatica) hervor, die wir wohl auch heute noch als Zoospermien und Spermatozoën bezeichnen, ohne den ursprünglich mit diesen Namen verknüpften Begriff selbstständiger thierischer Organismen damit zu verbinden[1]. Nur bei den Crustaceen und manchen Würmern[2]) tritt der männliche befruchtende Geschlechtsstoff in der Form kernhaltiger Zellen auf[3]). Dagegen scheinen als Samenkörperchen fungirende „Zellhaufen“ oder Zellencomplexe nicht bekannt zu sein.

Allen Samenkörperchen, mit Ausnahme derjenigen der Isopoden, Amphipoden[4]) und mancher anderen Crustaceen, kommt ein grösserer oder geringerer Grad von Beweglichkeit zu, in Folge deren sie zu nicht unbeträchtlichen Ortsveränderungen befähigt sind. Meist sind diese Bewegungen eigenthümlich schlängelnd, oft bohrend, stossend, mitunter begleitet von spiraligen oder einfachen Umdrehungen der Spermatozoën um ihre Längsaxe[5]). Die Samenkörper mancher Gephyreen, z. B. von Sipunculus, sind so contractil, dass ihre hintere Hälfte gänzlich eingezogen werden kann[6]); diejenigen des Spulwurmes zeigen eine amoeboide Beweglichkeit in Folge des Vermögens, einziehbare Fortsätze auszuschicken[7]); bei Salamandrinen

---

[1]) Fast zwei Jahrhunderte waren seit der, damals das grösste Aufsehen erregenden Entdeckung der Samenkörperchen durch Hamm verstrichen, als Pouchet (1847) in seiner Théorie posit. de l'ovulation p. 321 bei den Spermatozoën der Säugethiere einen Darmcanal mit schlingenförmiger Windung und Mundsaugnapf beschrieb. — Ein Beweis, wie dauerhaft eine irrige Vorstellung sein kann, wenn sie einmal ordentlich Wurzel gefasst hat.

[2]) z. B. bei Ascaris lumbricoides, s. Schmarda. I, p. 426.

[3]) Haeckel, gener. Morph. II, p. 59, spricht auch von „Samencytoden“ und „Eicytoden“, „form- und structurlosen Protoplasmaklumpen“, die in der Fortpflanzung der sich conjugirenden Protisten eine Rolle spielen sollen. — Es würde schwer sein, zu sagen, welchen Platz man diesen Gebilden (wenn es gestattet ist, etwas Ungeformtes so zu nennen) in unseren gegenwärtigen Conjugationsvorstellungen geben sollte. Sollte die Einführung dieser Begriffe blos dem Schema: „Cytode — Zelle — Zellhaufen“ zu Liebe geschehen sein? — [4]) Leuckart, Zeugung. p. 823.

[5]) vergl. die ausführlichere Darstellung über die Bewegungen der Samenkörper bei Leuckart, l. c. p. 823.

[6]) Schmarda, Zool. I, p. 457. [7]) Schmarda, Zool. I, p. 426.

und bei Bombinator sind sie durch eine undulirende Membran ausgezeichnet[1]). Bemerkenswerth ist, dass die Bewegungs- (und Befruchtungs-) Fähigkeit der thierischen Samenfäden eine ausserordentlich andauernde, auch ausserhalb des sie erzeugenden Organismus, ist. Vielleicht das ausgezeichnetste Beispiel in dieser Richtung bietet die Biene dar; das in das Receptaculum seminis der Königin nach einmaliger Begattung aufgenommene Sperma genügt für mehrere Jahre zur Befruchtung fast zahlloser Eier.

Wiewohl eine gewisse Grundgestalt der Samenkörperchen, die ein verdicktes Kopf- und ein haarähnliches Schwanzende unterscheiden lässt, nicht zu verkennen ist, weichen die Spermatozoën von derselben doch im Einzelnen namentlich durch die Form des Kopfes beträchtlich und oft in einer Weise ab, die für einzelne Gruppen, Gattungen, ja, Arten sehr characteristisch ist. Der Kopf erscheint stecknadelknopfähnlich bei Knochenfischen und vielen Gasteropoden, scheibenförmig oder elliptisch bei vielen Säugern, herzförmig bei manchen Affen, korkzieherähnlich bei vielen Vögeln, in der Gestalt von Strahlenzellen, etwa wie ein aufgespannter Schirm, bei manchen decapoden Crustaceen, pfeilförmig bei Locustinen, rein fadenförmig, so dass er vom Schwanz nicht unterscheidbar ist, ziemlich häufig in fast allen Abtheilungen des Thierreiches; ein seltener Fall liegt bei Chiton[2]) vor, wo der Kopf aus zwei deutlich von einander abgesetzten, hinter einander liegenden Theilen besteht. Nur ausnahmsweise zeigt das Schwanzende der Zoospermien von der Fadenform abweichende Bildungen. Eine lanzettförmige Anschwellung kommt bei Entoconcha mirabilis[3]) vor, während die Samenkörper von Phratora vitellinae, sowie die von Clythra octomaculata durch einen Doppelfaden ausgezeichnet sind[4]). Einige Thiere haben constant zweierlei Formen von Samenkörperchen aufzuweisen, wie Paludina vivipara, Murex brandaris[5]), unter den Rotatorien Notommata Sieboldii und Apsilus[6]) etc.

Meist mikroskopisch klein und sehr klein, fehlt es doch auch nicht an Riesen unter den Samenfäden, so haben z. B. Helix pomatia, Limnaeus, einige Coleopteren und Orthopteren solche, die mit blossem Auge sichtbar sind und ca. 1 ''' messen.

Ein Aggregat dieser geformten Elemente, meist in einer wasserhellen Flüssigkeit (Liquor seminis) suspendirt, stellt nun den thierischen Samen, das Sperma, vor. Selten fehlt jene Flüssigkeit ganz, wie bei manchen Insecten, Polypen und Nematoden; immer ist ihre Menge in reifem, befruchtungsfähigem Samen gering.

Als Vorrichtungen, die den Erfolg der Befruchtung sichern sollen, sind die sogenannten Spermatophoren vieler Ringelwürmer und mancher anderer Thiere aufzufassen, d. h. geformte Massen, gleichsam Packete von Sperma, welche in den weiblichen Apparat übertragen zu werden bestimmt sind. Bisweilen besitzen diese keine besondere Umhüllung und

---

1) Gegenbaur, vergl. Anat. p. 866; sowie Czermak, über die Samenfäden der Salamander und der Tritonen. Z. f. wiss. Zool. II, p. 350—356; und v. Siebold, über undulirende Membranen, ebendas. II, p. 356 u. f. Tfl. XXI.

2) H. v. Jhering, Anatomie von Chiton. Morphol. Jahrb. IV, p. 134. Tfl. V, fig. 7.

3) Leuckart, Zeugung. p. 835.

4) nach La Valette St. George, vergl. Bertkau, Jahresbericht für 1873—74. Arch. f. Naturgsch. 40. Jahrg., 2. Bd., p. 284—285.

5) Schmarda. I, p. 132. — 6) Schmarda. I, p. 450.

bestehen nur aus verklebten Samenfäden, deren Enden aus dem Spermatophor hervorragen und locomotorisch wirken, so dass solche Gebilde gelegentlich schon als flimmernde, in den Receptaculis seminis lebende Parasiten angesehen worden sind. — Bei anderen werden sie mit einer homogenen und widerstandsfähigen Umhüllung versehen, dann in den weiblichen Organismus übertragen oder auch äusserlich an geeigneter Stelle desselben befestigt, wie bei manchen Hirudineen[1]. Gelegentlich kommt bei Insecten, namentlich Orthopteren, eine zweizeilige Aufreihung an einem stäbchenförmigen Gebilde vor, wodurch ein spermatophorenartiges Verhalten entsteht[2]. Eine ausgezeichnete Beschaffenheit besitzen die Spermatophoren der Cephalopoden[3], die, mit einer Art Expulsionsmasse versehen, welche bei der Berührung mit Wasser das Sperma mit beträchtlicher Gewalt hervorschnellt, recht eigentlich den auch sonst gebräuchlichen Namen von „Samenpatronen“ verdienen.

Der weibliche Zeugungsstoff, das Ei (Ovum), erscheint im Grossen und Ganzen in Bezug auf seine wesentlichen und nothwendigen Bestandtheile bei allen, sich geschlechtlich vermehrenden Thieren von sehr übereinstimmender Beschaffenheit. Im Allgemeinen hat das Ei den Formwerth einer einzelnen Zelle, die sich nur in Bezug auf Grösse, Form und Zusammensetzung und namentlich hinsichtlich der Umhüllung von den übrigen Zellen des erzeugenden Organismus unterscheidet. Nur die Eier der Insecten machen eine Ausnahme, indem sie, was schon Stein und Lubbock hervorgehoben haben, und was von Weismann neuerdings bestätigt worden ist, einen Eizellencomplex vorstellen[4].

Der ursprüngliche Kern der Eizelle ist das sogenannte Keimbläschen (Vesicula germinativa s. prolifera, auch Purkinje'sches Bläschen[5]), oft von ansehnlicher Grösse, ursprünglich wohl immer von sphärischer Gestalt und die Mitte der Eizelle einnehmend, wenn es auch später dislocirt erscheint. Es besitzt einen hellen und durchsichtigen Inhalt von plasmatischer Beschaffenheit (das von Ed. van Beneden sogenannte „Nucleoplasma“), in demselben eingebettet „das wichtigste Formelement des Kernes“[6], den ein- oder mehrfachen Keimfleck (Macula germinativa, auch Wagner'scher Fleck[7]), endlich eine zarte structurlose Kernmembran. Der Keimfleck entspricht einem Nucleolus; wenn mehrere vorhanden sind, erscheinen neben einem Hauptkeimflecke die übrigen als Nebenkeimflecke oder Nebennucleoli, die wir uns nach Auerbach als Abspaltungsproducte des ersteren zu denken haben. Immer hebt sich der Keimfleck scharf gegen den übrigen Inhalt des Keimbläschens ab, besitzt stärkeres Imbibitionsvermögen gegen Farbstoffe, wird von Osmiumsäure tiefer geschwärzt als die übrigen Substanzen des Eies, zeichnet sich namentlich aber noch durch die Fähigkeit aus, Vacuolen zu bilden und (in sehr zahlreichen Fällen wenigstens) sich amöboid zu bebewegen[8]. Ein Formelement des Keimbläschens, auf das O. Hertwig[9] als auf ein bisher

---

[1] Gegenbaur, vergl. Anat. p. 302. — [2] ebendaselbst, p. 469. — [3] Schmarda. II, p. 311. fig. 549.

[4] Haeckel, gener. Morph. II, p. 59; auch Leuckart, Zeugung, p. 802.

[5] Nach seinem Entdecker, der es 1825 im Hühnerei auffand (Purkinje, Symbolae ad ovi avium historiam ante incubationem Lips. 1830).

[6] O. Hertwig, Beiträge zur Kenntniss, Befruchtung und Theilung d. thier. Eies. Morph. Jahrb. I, p. 349.

[7] Nach seinem Entdecker (R. Wagner, Prodromus generationis Lips. 1836).

[8] Auerbach, organologische Studien. I, 168; II, 240 (Anmerkung). — O. Hertwig, Beiträge p. 350.

[9] O. Hertwig, l. c. p. 351.

meist übersehenes aufmerksam macht, wird von „feinen blassen Fäden gebildet, die netzartig durchflochten von einer Wand zur anderen, wie die Protoplasmafäden in einer Pflanzenzelle, sich ausspannen". Sie scheinen vom Nucleolus gegen die Keimbläschenmembran hin auszustrahlen. Dieses nucleoplasmatische Reticulum scheint ganz allgemein im Keimbläschen der Eier der verschiedensten Thierabtheilungen vorzukommen; nachgewiesen ist sein Vorhandensein bei Coelenteraten, Echinodermen, Anneliden, Tunicaten, Mollusken und Vertebraten[1]. Das Keimbläschen ist in der Dottermasse (Vitellus), entsprechend dem Protoplasma der Zelle, eingebettet. Diese ist von eiweissartiger Beschaffenheit, enthält Dotterkügelchen und Körnchen eingelagert und erscheint bei den einzelnen Thieren in Folge extrahirbarer Pigmente verschieden gefärbt, weiss, gelb, rosa, feuerroth, braunroth, selbst blau, grün und fast schwarz. Die Hülle, welche die Dottersubstanz und mit ihr alle wesentlichen Theile des Eies umschliesst, bezeichnet man als Dotterhaut (Membrana vitellina); dieselbe ist von höchst verschiedener Consistenz, häufig derb und widerstandsfähig, bisweilen nur gallertförmig, wie bei O. Hertwig's berühmt gewordenem Materiale, den Eiern von Toxopneustes lividus[2]. Während die Grösse des Keimbläschens an dem jüngsten Ei relativ am beträchtlichsten ist und überall nicht gerade grosse Differenzen zeigt, schwankt die Masse des Dotters zwischen sehr weiten Grenzen. Man hat scharf zwischen Bildungsdotter (Fol's[3]) „vitellus de formation"), dessen gesammter Inhalt in der Regel direct zur Bildung des Embryo verwendet wird, und dem Nahrungsdotter („Deutoplasma", „vitellus de nutrition") zu unterscheiden, welcher nicht unmittelbar zum Aufbau des entstehenden Organismus dient, sondern nur allmählich, auf dem Wege der Assimilation, als Nahrung aufgenommen wird. Als Ersatz des Nahrungsdotters werden oft neben den, zu voller Ausbildung bestimmten Eiern an den Eibildungsstätten Zellen durch wiederholte Theilung von Epithelial-Mutterzellen producirt, welche zur Ernährung der Eizellen bestimmt sind und daher als „Nährzellen" (Ludwig) oder als „Abortivzellen" (Selenka[4])) bezeichnet werden.

Zu den Bestandtheilen, welche das Ei in der Regel schon an seiner Bildungsstätte aufzuweisen hat, gesellen sich auf den weiterhin zu besprechenden Wanderungen, die dasselbe meistens in dem Organismus des erzeugenden Thieres durchzumachen hat, noch andere, accessorische, die sich auf der Dotterhaut ablagern und entweder zu der Ernährung des sich aus dem Ei später entwickelnden Jungen oder zu dem Schutze desselben in Beziehung stehen. Dahin gehören Eiweissschichten, Schalen, umgebende Gallertmassen, Nesselzellen[5]),

---

[1]) Vergl. die Nachweise bei R. S. Bergh, Studien über die erste Entwicklung des Eies von Gonothyraea Lovéni Allm. Morph. Jahrb. V, 1879, p. 35 u. 36; hinzuzufügen ist: „bei Unio durch Flemming (Studien in der Entwicklungsgesch. der Najaden). Verh. d. Kais. L.-C. Akad. LXXI.

[2]) O. Hertwig, l. c. p. 349.

[3]) H. Fol, Etudes sur le développement des mollusques. II. Hétéropodes. Arch. de zool. exp. et gén. Tom. V, 1876, p. 110.

[4]) E. Selenka, Zool. Studien. I. Befruchtung des Eies von Toxopneustes variegatus. 1878, p. 1.

[5]) Bei seinen auf die Entwicklung der Eier von Nausithoë albida gerichteten Untersuchungen hat O. Hertwig einen eigenthümlichen Schutzapparat derselben aufgefunden. Die Eier sind meist zu 2—10 in ein Gallertklümpchen eingeschlossen. In diesem befinden sich „ausser den Eiern noch zahlreiche Nesselzellen in gleichmässiger Vertheilung vor. Sie enthalten je eine Capsel, in welcher ein

Befestigungsvorrichtungen etc. Diese accessorischen Elemente sind es, welche die ursprüngliche, kugelige oder ovale Gestalt der Eier bisweilen auf's Sonderbarste verändern, wie dies namentlich die oft so reich mit Sculpturen und Fortsätzen versehenen Insecteneier zeigen.

Die Hüllen mancher Eier besitzen besondere Oeffnungen oder Canäle, sogenannte Mikropylen[1]), die mit dem Befruchtungsprocess in Beziehung stehen und von Eiern aus den verschiedensten Thierclassen seither bekannt geworden sind.

Ganz ähnlich wie gewisse Zoospermien zeigen auch manche Eier amoeboide Beweglichkeit; so kriecht bei Phascolosoma[2]), einer Gephyree, die junge Eizelle in der Leibeshöhle umher, ähnlich auch die Eier mancher Kalkschwämme[3]), die man früher als parasitische Amoeben beschrieben hat, deren amoeboide Bewegung indess nur bis zum Contact mit den Spermatozoën andauert.

Wenn auch chemischen Agentien gegenüber ziemlich empfindlich, erweisen sich die Eizellen der Thiere physikalischen Einflüssen gegenüber als recht dauerhaft. „Selbst vom Organismus abgetrennt, überdauern sie hohe Kälte- und Wärmegrade, ohne abzusterben. Eier von Fröschen zeigten sich noch entwicklungsfähig, nachdem sie eine Stunde lang in einer Temperatur von — 3 ⁰ C. gewesen waren. Hühnereier lassen sich nach Colosanti's Versuchen sogar bis auf — 10 ⁰ C. abkühlen und vollständig zu einer Eismasse gefrieren, ohne ihre Entwicklungsfähigkeit zu verlieren[4]).“ Gegenüber der grossen Vergänglichkeit anderer Zellarten, z. B. der Oberhaut- oder der Drüsenzellen, erscheint die Lebensdauer der Eizellen als eine ganz ausserordentliche. Schon am 4. oder 5. Tage der Bebrütung eines Hühnereies sind in dem sich entwickelnden Hühnchen die ersten Anlagen der jungen Eier zu erkennen. Noch früher als beim Hühnchen, sieht man die jungen Eizellen bei den Gyrodactylusembryonen, wo sie bereits im sogenannten Morulastadium erkennbar sind. Aehnlich wie beim Hühnchen ist es auch bei Säugethieren. Für die letzteren glaubt Waldeyer es mit Bestimmtheit behaupten zu können, dass später, als allenfalls im ersten Lebensjahre, keine neuen Eizellen mehr gebildet werden. Eine Eizelle müsste also, ohne sich wesentlich zu verändern, ohne ihre characteristischen Eigenthümlichkeiten einzubüssen, so alt werden können, als die betreffenden Geschöpfe überhaupt fortpflanzungsfähig bleiben“ [5]).

Nesselfaden aufgerollt ist. Die isolirten Nesselzellen sind vollkommen lebenskräftig, auch wenn sie schon tagelang im Wasser verweilt haben. Sowie ein Reiz die Gallertklümpchen trifft, schnellen sofort nach allen Richtungen die langen Nesselfäden hervor. . . Indem die Eier in den Ausführungswegen mit Gallerte und Nesselzellen umgeben werden, sind dieselben zu einer eklen Speise umgewandelt, die von den meisten Thieren wohl gemieden werden mag“ etc. O. Hertwig, Beiträge etc. Morph. Jahrb. IV, 1878, p. 181.

[1]) Der Name stammt von dem Entdecker Doyère her (1850 bei Syngnathus Ophidium gefunden). Das Verdienst, die allgemeine Aufmerksamkeit auf dieses Gebilde gelenkt zu haben, kommt namentlich Keber (Keber, die spermatozoorum introitu in ovula, Königsberg 1853) und Bruch (Ueber die Befruchtung des thierischen Eies und die histologische Deutung derselben, Mainz 1855, und Z. f. wiss. Zool., Bd. VII, p. 172) zu. Uebrigens herrschen hinsichtlich der Mikropyle allerlei Prioritätsstreitigkeiten, da sie schon Rathke, vielleicht auch schon Baer, Ransom u. A. gesehen haben.

[2]) Schmarda, I, p. 457. [3]) ebenda I, p. 277.

[4]) Waldeyer, Ueber die einfachsten Lebenserscheinungen der Organismen, p. 32.

[5]) Waldeyer, l. c. p. 31.

B. Die Geschlechtsdrüsen und die Geschlechtsapparate.

Da die Zeugungsstoffe keinen dauernden Zusammenhang mit dem thierischen Körper besitzen, so erscheinen sie als zu seinen Absonderungsproducten oder Secreten gehörig und sind anderen Arten derselben vergleichbar. Wie die Abscheidung von Harnstoff oder Kohlensäure den Fortgang gewisser biologischer Processe gewährleistet, wie die individuelle Existenz hier und da in nicht gering zu schätzender Weise durch die Secrete von Gift- und Stinkdrüsen beschützt wird, so erscheinen die Zeugungsstoffe als Secrete, die die Erhaltung der Art sichern. Nur in seltenen Fällen entstehen diese nicht in besonders localisirten Keimstätten, sondern zerstreut in anderen Geweben, z. B. die Eier von Dunstervillea corcyrensis unter dem Flimmerepithel ihrer Canäle, die Spermazellen im Entoderm, ja selbst das Ectoderm betheiligt sich an ihrer Bildung, wie bei Spongien und Hydroiden; oder es sind bestimmte Stellen der Wandung des Gastrovascularraumes, etwa in den Mesenterialfalten, die als Bildungsstätten fungiren, wie bei vielen Coelenteraten. In der Regel aber finden sich besondere secernirende Organe, die man nach Analogie als Geschlechtsdrüsen bezeichnen müsste.

Die spermaerzeugende männliche Drüse heisst Hoden (Testis), die eibereitende weibliche Eierstock (Ovarium). Nicht häufig entleeren beide ihre Producte direct in die Körperhöhle; indem sie vielmehr sich mit Leitungsapparaten, accessorischen Drüsen, Sammel- und Ausbildungsapparaten, endlich mit Copulationsorganen in Verbindung setzen, entstehen ganze Geschlechtsapparate von oft sehr complicirter und ausserordentlich variirender Bauart.

Im männlichen Geschlechtsapparat treten zu den Hoden oft noch Nebenhoden (Epididymis), ferner sehr gewundene und verschlungene Ausführwege, Samenleiter (Vasa deferentia); an diesen bildet sich zur Ansammlung des Sperma ein besonderer Behälter aus, die Samenblase (Vesica seminalis); mit den Samenleitern vereinigen sich die Ausführungscanäle von Drüsen, deren Secrete sich dem Sperma beimischen, wie z. B. der Vorsteherdrüse (Prostata) und der Cowper'schen Drüsen (Glandulae Cowperi), oder welche die Kittmassen für die Capseln der Spermatophoren liefern; endlich finden sich Vorrichtungen, um das Sperma den weiblichen Organen zuzuführen, wie Ductus ejaculatorius und äussere Begattungsorgane.

Nicht minder reich differenzirt sich der weibliche Geschlechtsapparat. An die höchst mannigfaltig gestalteten Ovarien schliessen sich die Eileiter (Oviducte), mit denen mancherlei drüsenartige Nebenorgane in Verbindung stehen, welche dem austretenden Eierstocksei noch verschiedenartige Umhüllungen zu Theil werden lassen, wie Eiweisshüllen, feste Eischalen (Chorion); gewisse Erweiterungen der Oviducte gestatten eine fernere Entwicklung der Eier (Eibehälter) oder Embryonen (Fruchtbehälter, Uterus). Dazu kommen Organe zur Aufnahme des Sperma (Receptaculum seminis) oder des Begattungsorganes (Scheide, Vagina, Begattungstasche, Bursa copulatrix); ferner bisweilen von diesen gesonderte Auswege für die Eier (Legeröhren etc.), sowie endlich mancherlei äussere Anhänge, Umwulstungen etc. (äussere Geschlechtstheile).

Nur selten treten die Keimbildungsstätten an die Aussenseite des Körpers, wie bei Leipoceras uviferum Möb.[1]) unter den Anneliden, dessen Eier in äusseren Ovarien gebildet werden.

---

[1]) K. Möbius, Mollusken, Würmer, Echinodermen und Cölenteraten, in: Die zweite deutsche Nordpolarfahrt in 1869—70. II. Bd., p. 255; Tfl. I, Fig. 12 u. 13.

Trotzdem die Aufgabe, welche die Genitalapparate zu lösen haben, überall dieselbe ist, ist doch der feinere anatomische und histologische Bau derselben ein so überaus mannigfaltiger, dass es kaum gelingen würde, ein gleichsam prototypisches Bild desselben zu entwerfen. Bemerkenswerth aber ist die auffallende Analogie in der Anlage beider Genitalapparate, die nicht nur bei niederen Thieren beobachtet wird, [wo sie oft so weit geht, dass man ausser zur Fortpflanzungszeit, wo natürlich der Inhalt die Entscheidung an die Hand gibt (z. B. bei den Holothurien), und selbst während dieser Zeit bisweilen, ausser durch mikroskopische Untersuchung (wie bei vielen Anthozoën), männliche und weibliche Organe nicht zu unterscheiden vermag], sondern auch noch in den obersten Abtheilungen des Thierreiches sich Punct für Punct nachweisen lässt[1]).

Dass die allgemeinen architectonischen Verhältnisse des thierischen Leibes auch auf die Anlage der Sexualorgane Einfluss haben, kann nicht auffallen. So erscheint denn bei den Bilaterien der Geschlechtsapparat im Allgemeinen vollkommen paarig; indessen sind namentlich die Endorgane meist nur in der Einzahl vorhanden und treten in die Medianebene. Dass auch sie sich verdoppeln können, dafür mögen als Beispiel die doppelte Scheide und Eichel mancher Marsupialien, die zweifachen Geschlechtsöffnungen und Begattungsorgane mancher Crustaceen angeführt werden. Durch ungleiche Entwicklung der beiden Hälften des Geschlechtsapparates treten Störungen der Symmetrie ein, wie denn bei den Vögeln meist nur linker Eierstock und linker Eileiter ausgebildet sind. Auch bei niederen Thieren finden sich öfters alle Organe nur in der Einzahl, z. B. bei Notommata[2]). Viel seltener sind die Fälle, wo bei seitlich symmetrischen Thieren die Anzahl der dem Genitalsystem angehörigen Organe eine unpaare ist; so hat die getrenntgeschlechtliche Thalassema[3]) unter den Gephyreen drei Hoden und drei Ovarien. Bei den Radiären entspricht die Zahl der keimbereitenden Organe meist der der Antimeren, wie bei den Seeigeln, keineswegs aber immer, wie denn die Holothurien eine einzige vielfach verzweigte Geschlechtsdrüse besitzen.

C. Hermaphroditismus und Gonochorismus.

Wichtiger als die Abweichungen in der Structur und Detailanordnung der Geschlechtsapparate ist für den Character und Verlauf der geschlechtlichen Fortpflanzungsvorgänge die Vereinigung der ei- und samenbereitenden Organe in einem Individuum oder die Vertheilung derselben auf verschiedene Individuen. Im ersten Falle haben wir es mit der Erscheinung des Hermaphroditismus oder der Zwitterbildung zu thun, der, wie wir wohl annehmen dürfen, älteren und niedrigeren Stufe der Entwicklung, aus der die zweite, die des Gonochorismus oder der Getrenntgeschlechtigkeit, erst durch weiter gehende Differenzirung, durch geschlechtliche Arbeitstheilung entstanden ist. Wohl bedarf es auch bei einem Zwitter des Zusammenwirkens der beiderlei Geschlechtsstoffe, um eine Zeugung herbeizuführen, nicht aber, wenig-

---

[1]) s. Leuckart, Zeugung, p. 763, wo in einem Schema die morphologisch einander entsprechenden männlichen und weiblichen Organe der Säugethiere nebeneinander gestellt sind.

[2]) Schmarda, I, p. 450. [3]) ebenda I, p. 457.

stens nicht bei der ursprünglichsten und reinsten Form hermaphroditischer Bildung, der Vermischung der Geschlechtsproducte zweier verschiedenen Individuen. Es wird sich allerdings bald zeigen, wie auch hier zahlreiche und fein nüancirte Uebergänge die allmähliche Ableitung des Gonochorismus aus dem Hermaphroditismus erkennen lassen.

Der denkbar einfachste Fall des letzteren bietet sich uns in der gänzlichen Verschmelzung der keimbereitenden Organe in eine sogenannte Zwitterdrüse (Glandula hermaphroditica) dar, in welcher sowohl Eier als Spermatozoën gebildet werden. Auf der tiefsten Stufe ist eine räumliche Sonderung der Entstehung der beiderlei Geschlechtsproducte nicht erkennbar; eine auf Trennung der Keimstätten gerichtete Entwicklung tritt schon da hervor, wo an den Wandungen der Drüsenfollikel die Eier, nach innen zu die Samenmassen gebildet werden (wie bei Helix hortensis); noch deutlicher dann, wenn die samenbereitende Abtheilung eines Follikels ringsum mit traubenförmig um sie als Mittelpunct gruppirten Eiersäckchen umgeben ist, wie bei Aeolidia[1]. In eigenthümlicher Weise kann sich die Anatomie der Zwitterdrüse dadurch compliciren, dass sie mit anderen Organen in eine mehr oder weniger innige Verbindung tritt; beispielsweise bildet die grosse Zwitterdrüse von Tethys leporina L. einen dicken Ueberzug über die rings von ihr umschlossene Leber, während sie ihrerseits wieder von der baumförmig verästelten Niere überzogen wird[2]. Der Ausführungsgang einer Zwitterdrüse ist nicht immer, wie man annehmen möchte, einfach; ja, es scheint dies der seltenere Fall zu sein. Viel häufiger spaltet sich dieser Zwittergang, z. B. bei Tethys dicht bei der Prostata, in zwei Leitungswege; der weibliche oder Uterus nimmt dann noch das Secret einer grossen Eiweissdrüse auf und besitzt nahe der äusseren weiblichen Geschlechtsöffnung ein Receptaculum seminis; der männliche Leitungsgang oder das Vas deferens beginnt unmittelbar vor der Prostata und endet in dem Penis nahe der anderen Geschlechtsöffnung, so dass beide in einer Art Tasche liegen[3].

Viel häufiger ist eine vollkommene Trennung der beiderlei Keimstätten, so dass Hoden und Eierstöcke als gesonderte Organe neben einander auftreten, oft sogar in grösserer Zahl, wie z. B. bei gewissen hermaphroditischen Isopoden, wo ganz regelmässig neben einem paarigen Ovarium drei Paar Hoden auftreten[4]. Auch dann können übrigens die Ausführungsgänge auf mehr oder minder beträchtliche Strecken vereinigt oder von Anfang bis zu Ende getrennt sein. Bemerkenswerth ist noch, dass bei manchen Zwittern mit vollkommen getrennt functionirenden Genitalapparaten, z. B. bei Polystomum integerrimum[5], ein besonderer Ausführungsgang des Hodens nach dem Oviduct, eine Art inneren Samenleiters, existirt, der wohl (worauf ich noch einmal zurückkommen werde) nur ausnahmsweise in Wirksamkeit tritt.

Was nun die Entwicklung der Geschlechtsproducte bei den Hermaphroditen betrifft, so sind drei Fälle unterscheidbar. Entweder die definitive Reifung aller dem Genitalapparate

---

[1]) Gegenbaur, vergl. Anat.; fig. 165 A. u. B. p. 565.

[2]) H. v. Jhering, Tethys. Ein Beitrag zur Phylogenie der Gastropoden. Morph. Jahrb. II, p. 44. Tfl. II.

[3]) v. Jhering, l. c. p. 44—45.

[4]) P. Mayer, carcinologische Mittheilungen. VI. Ueber den Hermaphroditismus bei einigen Isopoden. Mittheil. a. d. zool. Stat. zu Neapel. I. Bd., 2. Heft. 1879.

[5]) E. Zeller, Weiterer Beitrag zur Kenntniss der Polystomen. Z. f. wiss. Zool. Bd. XXVII, p. 245 u. 253.

angehörigen Theile und Secrete tritt gleichzeitig ein, wie z. B. bei der in der Leibeshöhle des Acipenser ruthenus schmarotzenden Amphilina[1]) oder auch bei den Serranusarten. Oder die Entwicklung der verschiedenen Geschlechtsproducte eines und desselben Individuums erfolgt zu verschiedenen Zeiten, wie z. B. bei vielen Cephalophoren, ferner in der Gruppe der Cymothoideen unter den Isopoden (Cymothoa, Nerocila und Anilocra[2])) und wie bei den meisten Cestoden, wo gleichfalls beiderlei Organe nicht zur selben Zeit in der Blüthe der Entwicklung stehen, vielmehr die männlichen Keimdrüsen mit dem Eintritt der Eier in den Uterus sich rückbilden[3]). Oder endlich es tritt durch Verkümmerung und Rückbildung des einen oder des anderen Theiles des Geschlechtsapparates nach einer Richtung Sterilität ein, durch welche sich ein Uebergang zur geschlechtlichen Trennung anbahnt. So gelangt bei Prostomum lineare[4]) aus der Abtheilung der Turbellarien stets einer der beiden Theile des Genitalapparates, bald der männliche, bald der weibliche, nicht zur vollkommenen Entwicklung. Ja, bei Convoluta paradoxa zeigt jedes Individuum ausgebildete männliche oder weibliche Organe, neben diesen aber als Rest vollkommenerer hermaphroditischer Bildung die bezügliche Oeffnung des anderen Geschlechtes[5]). Es liegt auf der Hand, dass von hier bis zur gänzlichen sexuellen Trennung nur noch ein Schritt ist.

Die geschilderten morphologischen wie physiologischen Momente bedingen eine erhebliche Verschiedenartigkeit in den Befruchtungsvorgängen bei den Hermaphroditen, in Folge deren wir Selbstbefruchtung Eines Individuums, Wechselbefruchtung zweier oder mehrerer Thiere und eingeschlechtliche Betheiligung jedes Individuums am Zeugungsacte unterscheiden müssen. Die beiden ersten Fälle, in welchen jedes Einzelthier sowohl Vater als auch Mutter wird und solchergestalt gegenüber der eingeschlechtlichen Fortpflanzung unter sonst gleichen Umständen die Propagationsleistung verdoppeln hilft, liessen sich auch als actueller Hermaphroditismus dem letzten als blos morphologischem Hermaphroditismus gegenüberstellen. Dabei mag hervorgehoben werden, dass es unmöglich ist, Vorgänge der dritten Art scharf gegen die der getrenntgeschlechtlichen Zeugung abzugrenzen, da rudimentäre Organe des anderen Geschlechtes sich bis in die höchsten Abtheilungen des Thierreiches hinein mit voller Deutlichkeit verfolgen lassen.

Die Selbstbefruchtung eines einzelnen Zwitters geschieht in der Regel ohne Begattungsact, d. h. so, dass schon in der Zwitterdrüse die beiderlei Keime in Verbindung treten, wie bei den Synapten[6]), oder doch weiterhin in den gemeinsamen Leitungswegen. Es ist sehr bemerkenswerth, dass, wie einerseits durch die Selbstbefruchtung die Artexistenz festsitzender, namentlich aber durch parasitische Lebensweise vereinsamter Thiere (wie z. B. der Amphilina) am besten gesichert erscheint, sie andererseits unter den eben angedeuteten Umständen sich gelegentlich aus der Wechselbefruchtung ausbildet oder an deren Stelle tritt. Einen interessanten Beleg dafür bildet das bereits oben erwähnte Polystomum integerrimum.

---

[1]) W. Salensky, über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Amphilina G. Wagen. (Monostomum foliaceum Rudolphi). Z. f. wiss. Zool. XXIV. Bd., p. 291 u. f.

[2]) P. Mayer, l. c. [3]) Gegenbaur, vergl. Anat. p. 288.

[4]) E. Metschnikoff, zur Naturgeschichte der Rhabdocoelen. Arch. f. Ntgsch. Bd. XXXI, p. 174.

[5]) Gegenbaur, vergl. Anat. p. 288. [6]) Leuckart, Zeugung p. 918.

Wenn zwei oder mehrere Polystomen die Harnblase eines Frosches bewohnen, so findet eine wechselseitige Begattung statt[1]; dagegen vermehren sich einzeln lebende Thiere durch innere Selbstbefruchtung vermöge des oben erwähnten inneren Samenleiters oder, was Zeller zwar nicht beobachtet hat, aber durchaus nicht für unwahrscheinlich hält, durch Selbstbegattung[2]. Auch in dem merkwürdigen Falle von Paedogenesis, der bei Polystomum integerrimum unter besonderen Umständen vorkommt und an geeigneter Stelle noch besprochen werden wird, fehlen die weiblichen Begattungsorgane ganz, und es findet daher nur innere Selbstbefruchtung statt[3]. Aehnlich dem Polystomum verhält sich auch der an der Basis des männlichen Begattungsorganes von Raja-Arten als Ecto- oder gelegentlich in der Cloake als Entoparasit lebende Trematode, dem Diesing den Namen Calicotyle Kroyeri gegeben hat[4].

Hinsichtlich der mit Zwitterdrüse versehenen „Wechselzwitter" drängt sich die Frage auf, weshalb hier, wo doch im ersten Anfange der Leitungswege männliche und weibliche Zeugungsstoffe gleichzeitig anwesend sind und selbst nach Theilung der Ausführungsgänge unzweifelhaft beträchtliche Mengen von Sperma direct in den Uterus eintreten, überdies noch wechselseitige Begattung stattfindet. Gelegentlich seiner Untersuchungen an Tethys hat sich von Jhering mit dieser Frage beschäftigt, und wenn auch seine Resultate noch nicht als abschliessende angesehen werden können, so scheinen doch nach ihnen, vielleicht bei den Zwitterschnecken ganz allgemein, die in das Vas deferens eintretenden Samenfäden erst durch das Prostatasecret in den Zustand geeigneter Beweglichkeit, die ihnen im Zwitterdrüsengang noch gänzlich fehlt oder kaum nachweisbar ist, versetzt zu werden, während die aus dem letzteren direct in den Eileiter eintretenden frisch gebildeten Spermatozoën durch die von der Eiweissdrüse oder den Wandungen des Uterus gelieferten Secrete gänzlich zerstört oder doch befruchtungsunfähig gemacht werden[5].

Die Begattung erfolgt bei den echten Wechselzwittern mit gleichzeitiger Reife beider Arten von Geschlechtsproducten gegenseitig, paarweise wie bei den meisten Pulmonaten, mitunter auch in kettenartiger Vereinigung von 6—8 Individuen, wie bei Limnaeus, wo dann das unterste bloss als Weibchen, das oberste als Männchen, die mittleren in beiden Richtungen fungiren.

Wenn aber bei demselben Individuum die beiderlei Geschlechtsorgane zeitweise wechselnd thätig sind, so dass bald nur die eierbildenden, bald nur die samenbereitenden functioniren, so würde dasselbe zu einer Zeit des Jahres nur weiblich, zu einer anderen nur männlich sein. Dieser Fall ist in manchen Molluskenabtheilungen nicht selten.

Viel merkwürdiger aber sind Eigenthümlichkeiten im Lebenslaufe der oben schon erwähnten parasitischen Isopoden, bei deren Lebensweise der Vortheil der Selbstbefruchtung ein in die Augen springender sein würde. Eine solche findet aber nicht statt. Morphologisch hermaphroditisch angelegt, entwickelt jedes junge Thier sich zuerst als Männchen, um in vorgerückterem Alter und Wachsthum als Weibchen zu fungiren. Den in der männlichen

---

[1]) Wie sie Zeller beobachtet und ausführlich beschrieben hat, l. c. p. 252.

[2]) Zeller, l. c. p. 253 [3]) Zeller, l. c. p. 271.

[4]) A. Wierzejski, zur Kenntniss des Baues von Calicotyle Kroyeri Diesing. Z. f. wiss. Zool. Bd. XXIX, p. 559.

[5]) v. Jhering, Tethys etc. Morph. Jahrb. II, p. 46.

Blüthezeit ihres Lebens befindlichen Individuen der Gattungen Anilocra und Nerocila kommt dabei der Umstand sehr zu statten, dass sie perfecte Schwimmer sind; bei Cymothoa findet sich meist ein ausgewachsenes Individuum mit Eiern und Embryonen und ein kleineres junges Thier im Munde desselben Fisches dicht nebeneinander[1]. Aehnliche Vorkommnisse mögen häufiger sein, als wir bis jetzt annehmen; wenn z. B. Keller[2] aus dem Umstande, dass er den ganzen Sommer hindurch kleinere Exemplare von Spongilla fand, die weder Eier, noch Larven, wohl aber reichliche Spermafollikel enthielten, auf eine Geschlechtstrennung dieser Spongie schliesst, so liegt es nahe, der oben erwähnten Fälle zu gedenken und zu untersuchen, ob nicht etwa bei weiterem Wachsthume dieselben Exemplare auch weibliche Producte hervorgebracht haben würden.

Mit einer Vertheilung der beiderlei Geschlechtsapparate auf zwei Individuen vollendet sich die sexuelle Differenzirung und tritt uns als Gonochorismus oder Getrenntgeschlechtigkeit entgegen, welche in den oberen Abtheilungen des Thierreiches die durchaus herrschende Erscheinung ist (bei den Cephalopoden unter den Mollusken, bei den Arthropoden und Vertebraten[3]). In diesen Gruppen ist stets die Betheiligung zweier Individuen zur Herbeiführung der Fortpflanzung erforderlich, von denen das eine, männliche, das Sperma, das andere, weibliche, die Eianlagen liefert.

Wenn bis jetzt nur von Individuen im Sinne des gemeinen Sprachgebrauches („Individuen 5. Kategorie" Haeckel's[4]) und ihrer geschlechtlichen Ausrüstung die Rede gewesen ist, so mag jetzt kurz das Verhältniss der Vereinigung oder Trennung der Geschlechter bei den Haeckel'schen „Individuen 6. Kategorie" berührt werden. Es sind dies die Stöcke.

Unter diesen würde man zunächst hermaphroditische, d. h. solche aus lauter zwittrigen Individuen 5. Ordnung gebildete, von denjenigen unterscheiden, welche nur aus eingeschlechtigen Individuen bestehen; die letzteren könnten dann monoecische oder dioecische Stöcke sein, je nachdem die Geschlechter auf einem Stocke gemeinsam oder auf mehreren getrennt erscheinen. Ganz männliche und ganz weibliche Vereinigungen finden sich namentlich bei Anthozoën. Bei diesen kommen neben männlichen und weiblichen Individuen oft auch ge-

---

1) Paul Mayer, carcinologische Mittheil. VI. Ueber den Hermaphroditismus bei manchen Isopoden. Mittheil. a. d. zool. Stat. zu Neapel. I. Bd., 2. Heft, 1879.

2) C. Keller, Spermabildung bei Spongilla. Zool. Anz. 1. Jahrg., p. 314—315.

3) Ausnahmen mit hermaphroditischer Bildung sind die Cirripedien und Tardigraden unter den Arthropoden; unter den Batrachiern gelegentlich Kröten. Dagegen sind neuerdings eine ganze Anzahl von Fischen als constant oder inconstant hermaphroditisch erkannt worden [namentlich durch Syrski, Wydpadki poszukewán etc. (De piscium osseorum organis genitalibus) Kosmos I. Lemberg 1876, besprochen von Hoyer in Schwalbe und Hofmann's Jahresberichten über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie V. Leipzig, 1876, p. 340, 344 ff.], ausser drei Species Serranus, Centropristis hepatus Günther, Chrysophrys aurata Cuv. u. Val., Scomber scomber u. a. m. (vergl. auch J. Brock, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische. Morph. Jahrb. IV, 1878, p. 505 etc.). — Uebrigens kommt hermaphroditische Bildung als Monstrosität hie und da im ganzen Bereiche vor und hat namentlich da höchst auffällige Begleitserscheinungen im Gefolge, wo der Dimorphismus der Geschlechter sehr beträchtlich ist, wie bei manchen Insecten.

4) Haeckel, gener. Morph. II, p. 60.

schlechtslose vor, die nur den Zwecken der Ernährung des ganzen Stockes dienstbar sind, wie solche auch bei den staatenbildenden Insecten eine häufige, zumeist aus der weiblichen Form sich ableitende Erscheinung sind.

D. Dimorphismus der Geschlechter und Polymorphismus.

Indem bei Thieren mit getrennten Geschlechtern die Männchen von den Weibchen nothwendigerweise in ihren Reproductionsorganen abweichen, bieten diese die primären Geschlechtscharactere dar. Der Gegensatz derselben erweist sich aber, und zwar nicht etwa bloss bei den höheren Thieren (wie Schmarda angibt, I, p. 127), als ein mehr oder weniger durchgreifender. In die Sphäre seines Einflusses rücken nach und nach einzelne Organe und ganze Organgruppen, die von Hause aus mit dem Fortpflanzungsgeschäft in gar keiner directen Beziehung stehen. Es entstehen auf diese Weise die von Hunter so genannten secundären Sexualcharactere[1]. Diese machen sich bisweilen nach jeder denkbaren Richtung des anatomischen Baues, der physiologischen Verrichtungen, der psychischen Aeusserungen der getrenntgeschlechtlichen Thiere geltend. Indem sie in sehr auffälligen Abänderungen der Körpergrösse und -gestalt, der Färbung und Beschaffenheit der Integumente, der Lebhaftigkeit der Bewegung, in dem Auftreten und Verkümmern besonderer Organe hervortreten, bedingen sie innerhalb einer und derselben Art einen Gegensatz des gesammten Habitus der einzelnen Individuen, den wir als Dimorphismus der Geschlechter bezeichnen. In zahlreichen Fällen geht derselbe so weit, dass die Einheit des Artbegriffes durch ihn scheinbar so gut wie verloren geht; denn wenn man z. B. bei manchen geschlechtlich sehr zwiegestaltigen Insecten alle Merkmale der Fühler, der Augen, der wesentlichen und accessorischen Mundtheile, der Chitinanhänge, -vorsprünge und -vertiefungen am Körper, der Vorder-, Mittel- und Hinterbeine, der Flügeldecken und Flügel, der Zahl der Leibesringe, der Hinterleibsanhänge, der Tracheenöffnungen, der tonerzeugenden Apparate, der Lebensgewohnheiten etc., hinsichtlich deren Männchen und Weibchen von einander abweichen, von ihrer Erscheinung subtrahirt, so frage ich, was bleibt dann oft noch als Artmerkmal übrig? — Und in der That würde es leicht sein, eine beträchtliche Zahl von Fällen aufzuführen, in denen Männer und Weiber einer Art nicht nur als verschiedenen Species oder Gattungen angehörig beschrieben, sondern in ganz verschiedene Ordnungen und Klassen des Thierreichs eingereiht worden sind.

So anziehend die Erscheinungen des sexuellen Dimorphismus auch sind, und wiewohl es nicht besonders schwierig wäre, selbst der Fülle des einschlägigen Stoffes, wie ihn z. B. der grösste Theil des Darwin'schen oben citirten Werkes[2] in einer Weise darbietet, die meines Lobes nicht bedarf, noch höchst interessante Fälle hinzuzufügen, die seit jener Publication bekannt geworden sind, muss ich es mir doch mit Hinsicht auf Grenzen und Gegenstand dieser Arbeit versagen, näher auf die Erscheinungen der geschlechtlichen Zweigestaltigkeit einzugehen. — Nur auf einige Puncte von allgemeinem Interesse mag hier noch

---

[1] Charles Darwin, die Abstammung des Menschen und die geschlechtliche Zuchtwahl. Uebersetzt von V. Carus. 1871. Bd. 1, p. 223. [2] Bd. I, Cap. 9—11, und fast der ganze II. Bd.

hingewiesen werden. Im Grossen und Ganzen erweisen sich die Männchen als das variabelere Element; im Vergleich zu den bei ihnen sich ausbildenden secundären Geschlechtscharacteren erscheinen die der Weibchen gradezu kümmerlich. Namentlich zeigt sich dies in der Abweichung von einer gewissen mittleren Körpergrösse der Art. Wenn in den höheren und höchsten Thiergruppen die reichere und mächtigere Ausbildung fast durchaus auf Seiten der Männchen ist, verkümmern dieselben bei manchen niederen Thieren derart, dass sie gradezu als „Pygmäenmännchen" bezeichnet werden. Wir finden solche bei Cryptophialus und Alcippe, zwei Gattungen der von Darwin[1]) gebildeten Ordnung der Cirripedia abdominalia, während bei der dritten dahin gehörigen Gattung und einzigen Species, Cochlorine hamata[2]), die Männchen noch gar nicht bekannt sind. Bei den ersteren finden wir die Männchen zu zweien oder dreien am Körper jedes Weibchens befestigt. Die Cryptophialuspygmäen entbehren nach Darwin der Mundöffnung und der Verdauungsorgane; indem der gesammte Innenraum ihres Leibes durch die Hoden ausgefüllt ist, sind sie so zu sagen auf die Rolle von Spermatophoren reducirt[3]). Ganz ähnlich degenerirt sind die Männchen mancher Rotatorien, z. B. von Notommata[4]), bei den parasitisch lebenden Copepoden, z. B. bei Hersilia Philippi (Clausidium testudo R. Kossmann)[5]) u. A. Und wie in den höheren Abtheilungen bei überwiegender Ausbildung der Männchen die polygamische Lebensweise eine ziemlich häufige ist, bieten uns diese niederen Gruppen die seltenen Fälle wahrer Polyandrie. So leben die jungen Männchen von Bonellia innerhalb des Oesophagus der noch nicht geschlechtsreifen Weibchen, im erwachsenen Zustande aber zu vier bis zwölf, ja bis zwanzig, im Uterus der weiblichen Geschlechtsthiere[6]). Auch hinsichtlich eines anderen Nematoden, Trichosoma crassicauda, ist von Bütschli und auch von Linstow bestätigt worden, dass die Männchen als Parasiten den Uterus des Weibchens bewohnen, nachdem sie zu einer Zeit in den Eileiter desselben eingewandert sind, wo dieses noch nicht die doppelte Grösse der ersteren besitzt[7]).

Mit der Ausbildung von secundären Sexualcharacteren und dem sich schärfer aussprechenden Dimorphismus der Geschlechter steht vielfach auch die Brutpflege der Thiere in causalem Zusammenhange. Es kann hier nicht ganz allgemein von den zahlreichen, zum Theil gradezu ergreifenden Thatsachen die Rede sein, welche uns offenbaren, wie gewaltig der Antrieb zur Erhaltung der Art ist[8]), in denen wir beobachten, wie das Mutterthier nicht

---

[1]) Charles Darwin, Monograph of the subclass Cirripedia, 2 vols. 1851—1854. — Darwin hat übrigens die von Hancock zuerst beschriebene Alcippe lampas zu den Lepadiden verwiesen.

[2]) F. C. Noll, Cochlorine hamata, ein bohrendes Cirriped. Z. f. wiss. Zool. Bd. XXV, p. 126—127.

[3]) van Beneden, Parasites et commensaux, p. 93. [4]) Schmarda, I, p. 450.

[5]) C. Claus, Neue Beiträge zur Kenntniss parasitischer Copepoden nebst Bemerkungen über das System derselben. Z. f. wiss. Zool. Bd. XXV, p. 328. [6]) Selenka, Zool. Anzeiger. 1. Jahrg. 1877, p. 121.

[7]) Leuckart, Jahresbericht für 1872—1875. Arch. f. Naturgesch., 39. Jahrg., II. Bd., p. 542.

[8]) Mit welch' erstaunlicher Ueberlegung in ungewöhnlichen Fällen Hymenopteren ihre Brut vom Untergange zu retten suchen, darüber lese man bei v. Siebold (Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden, 1871, p. 30—31; übrigens auch von Disderi schon Aehnliches beobachtet) nach; die Polistes-Wespen schöpften die durch einen Gewitterregen voll Wasser gelaufenen Brutzellen in emsigster Arbeit aus und brachten die unter Wasser befindlichen Larven bald wieder vollkommen in's Trockene. — Dies eine prächtige Beispiel für viele; grade aus dem Bereich der Hymenopteren wäre es leicht, eine grosse Zahl der wunderbarsten Anstrengungen im Interesse der Brutpflege zusammenzustellen.

nur mit äusserster Umsicht die für die gedeihliche Entwicklung seiner Nachkommen förderlichsten Bedingungen zu schaffen sich bemüht, ja, wie es sich oft in den, seine Kräfte übersteigenden Arbeiten gradezu aufreibt, welche darauf gerichtet sind, die Zukunft eines Kindes sicher zu stellen, welches es niemals sehen wird, in dessen Geburtsstunde sein eigener Staub längst allen Winden preisgegeben ist.

Vielmehr mag hier nur auf einige solche Fälle der Brutpflege hingewiesen werden, in denen morphologische Eigenthümlichkeiten ausgebildet werden, die bei getrenntgeschlechtlichen Thieren keineswegs immer nur auf die Mutter sich beziehen, vielmehr wenigstens in einigen sehr characteristischen Fällen in Folge des Interesses der Männchen an der Brut auch an diesen hervortreten. Die Untersuchungen an Echinodermen der antarktischen Meere haben in den letzten Jahren eine Reihe hierher gehöriger Vorgänge zur Kenntniss gebracht. Bei vielen zum Theil viviparen Ophiuriden findet die Entwicklung in besonderen Bruttaschen statt, z. B. bei Hymenaster und Pteraster, die beide in ganz ähnlicher Weise am Scheitelpol fünf grosse Brutklappen haben; ein falkländischer Asteracanthion bildet eine Brutbewahranstalt durch Einschlagen der Arme über den Mund, wie im Norden Echinaster Sarsii[1]; bei Ophiomyxa und Ophiacantha vivipara enthielt jede der zehn, resp. vierzehn Bruttaschen zwei bis drei vollständig entwickelte Seesterne, dicht über einander, die Arme nach oben gerichtet[2]; Psolus von Heard's Island pflegt die Jungen unter der gehobenen Rückenhaut[3]. Derartige Bruttaschen, die oft in wunderlicher Weise mit anderen Organen, z. B. Kiemenblättern, sich verschmelzen, oder in blasenartigen oder zelligen Brust-, Bauch-, Rückenanhängen, Seitenwülsten etc. erscheinen, kommen weit verbreitet in vielen Abtheilungen vor. Bei den Mollusken besitzt sie z. B. Cyclas; die Kiemen functioniren zeitweise als solche bei Unio und Anadonta, der hintere Gehäuseraum bei Argonauta; unter den anuren Batrachiern zeigen sie die weibliche Pipa dorsigera und Opisthodelphis; unter den Fischen treten sie am Schwanze der männlichen Syngnathiden auf; endlich gehören die Bauchtaschen der weiblichen Marsupialien als entsprechende Säugethiervorkommnisse hierher. Solche Bruttaschen können bei ungenauer Untersuchung Anlass zu bemerkenswerthen Irrthümern in ontogenetischer Beziehung geben. Interessant ist in dieser Art der Fall von Rhinoderma Darwinii, dessen Männchen die in der Entwicklung begriffenen Kaulquappen in dem unförmlich erweiterten Kehlsack hat und daher nicht nur bereits als lebendig gebärendes Weibchen beschrieben worden ist, sondern auch Anlass gegeben hat, Betrachtungen anzustellen über die Tendenz der chilenischen anuren Batrachier, vivipar zu werden[4]. Zu den Apparaten, welche bestimmt sind, die junge Brut mit sich zu tragen, gesellen sich dann häufig mancherlei andere, z. B. solche, die die Ernährung derselben bewirken oder doch unterstützen sollen. Auch diese sind keineswegs auf die Weibchen beschränkt, z. B. erfahren zur Brutzeit auch die Kröpfe

---

1) Pagenstecher, über die Thiere der Tiefsee, p. 51.

2) Th. Studer, Monatsberichte der Berliner Akademie, 27. Juli 1876.

4) Pagenstecher, l. c. p. 50.

4) Vergl. die Mittheilung von J. W. Spengel, über Rhinoderma Darwinii (aufgefunden von Jimenez de la Espada, Anales de la Sociedad Española de Historia Natural T. I, p. 139). Z. f. wiss. Zool. Bd. XXIX, p. 497—500. Dazu der Brief über die erwähnte „Tendenz" von Gay an Blainville, dt. Valdivia 5. Juli 1835, mitgetheilt in Compt. rend. T. II, p. 322.

der männlichen Tauben eine eigenthümliche Veränderung, in Folge deren sie sich verdicken, runzlig werden und eine Art von milchiger Feuchtigkeit absondern, die gerinnt, und mit der sie in den ersten Tagen ihre Jungen füttern, während sie ihnen später diese geronnene Flüssigkeit mit anderer Nahrung vermischt geben [1]).

Indem bei den in Gesellschaften, Colonien, Staaten und Stöcken vereinigten Thieren den einzelnen Mitgliedern mannigfaltig gesonderte Aufgaben in Bezug auf Erzeugung, Ernährung und Pflege der Nachkommenschaft, Erbauung, Instandhaltung und Beschützung der Wohnung, Verproviantirung ihrer Insassen, Aufsuchung und Unterhaltung von Hausfreunden und Hausthieren, (wie in engerem oder weiterem Umfange bei vielen Hymenopteren), oder Ernährung, Bewegung und Fortpflanzung des ganzen Stockes (bei manchen Wasserbewohnern, wie z. B. bei den Siphonophoren) zufallen, bleibt es nicht bei einem Dimorphismus der betreffenden Art. Die Verschiedenheit, welche hinsichtlich der Anforderungen an die physiologischen Leistungen der einzelnen Individuen sich geltend macht, bedingt eine mehr oder minder durchgreifende Divergenz der morphologischen Merkmale derselben; die zur Ausführung einer bestimmten Verrichtung erforderlichen Organe entwickeln sich in einer überwiegenden, bisweilen bis zum Monströsen übermässigen Weise, andere, vielleicht hemmende oder überflüssige, verkümmern; in Folge der Arbeitstheilung bilden sich aus gleichartiger Grundlage ungleichartige Formen heraus; die nach der einen Seite progressive, nach der anderen regressive Bildungstendenz kann endlich, namentlich bei den an einem gemeinsamen Stamme festsitzenden Individuen, soweit führen, dass die Einzelthiere, z. B. die Schwimmglocken, Deckblätter, Fresspolypen, Nesselbatterien, Männer und Weiber von Anthemodes canariensis [2]), ihren Rang als Personen einbüssen und auf die morphologische und functionelle Stufe von Organen herabsinken. Diese, den Formenreichthum der organischen Welt beträchtlich steigernde Erscheinung schliessen wir unter dem Namen Polymorphismus dem so häufigen geschlechtlichen Dimorphismus an. So würde man bei Bienen und Wespen von Trimorphismus, bei manchen Ameisen von Tetramorphismus etc. reden können. Von Beispielen auffallender Entartung in Folge der individuellen Vielgestaltigkeit mag hier nur an die unförmlichen Termitenköniginnen erinnert werden, die ca. 30,000 Mal so voluminös sind als ein Arbeiter, oder daran, wie bei Myrmecocystus mexicanus die Honigbereiterinnen (eine von den drei Arten der Arbeiter [3]), „vorher mit Honig überfüllt, zur Flaschengestalt entartet und unbeweglich, wie einen Marktartikel für die Mexicaner, so auch für die Kameraden einen Nahrungsvorrath für knappe Zeit darstellen.“ [4]) Indem ich darauf verzichte, die so höchst merkwürdigen, mit dem Polymorphismus verknüpften Erscheinungen weiter zu verfolgen, will ich nur noch durch ein Pagenstecher entlehntes Beispiel [5]) zeigen, bis zu welchem Grade, namentlich auch durch das Hinzutreten beweglicher Larven und Puppen, die Vielgestaltigkeit sich compliciren kann.

---

1) Ch. Darwin, Abstammung des Menschen. I. Bd., p. 184.

2) vergl. Haeckel, über Arbeitstheilung in Natur- und Menschenleben. 1869.

3) nach H. Edwards; siehe Bertkau, entomol. Jahresber. für 1873—74. Archiv f. Naturgeschichte. 41. Jahrg., II, p. 189.

4) Pagenstecher, allgemeine Zoologie oder Grundgesetze des thierischen Baues und Lebens. I. Theil, p. 156. 5) ebendaselbst p. 157.

In dem Staate der Termiten kann man finden: Larven, bewegliche Puppen oder Nymphen, erwachsene Thiere und solche, welche die letzte Entwicklung noch verschieben, das Alles für Männchen und Weibchen, macht acht; dann gemeine Arbeiter und Soldaten, beides für Männchen und Weibchen; dazu die zu diesen vier Arbeiterarten gehörigen Larven und Puppen, macht dazu zwölf; endlich das solitäre trächtige königliche Weib mit abgelegten Flügeln, einem ungeheuren Eiersacke gleichend; zusammen einundzwanzig verschiedene Formen von Individuen einer und derselben Art.

E. Die Begegnung der beiden Zeugungsstoffe.

Es ist gelegentlich der Definition der geschlechtlichen Fortpflanzung darauf hingewiesen worden, wie deren wesentlichstes Kennzeichen in dem, behufs der Zeugung erforderlichen materiellen Zusammenwirken der beiderlei Zeugungsstoffe liege, mit anderen Worten in dem Acte der Befruchtung des weiblichen Eies durch das männliche Sperma. Die zu diesem Zwecke nothwendige Begegnung der beiden Zeugungsstoffe kann auf sehr mannigfaltige Weise herbeigeführt werden, doch so, dass im Allgemeinen zwei Arten der Befruchtung[1] unterscheidbar sind, nämlich äussere und innere. Bei beiden lassen sich wieder einfachere und complicirtere Vorgänge unterscheiden, und beide sind, wie im Bereiche des Lebendigen und sich Entwickelnden nicht anders zu erwarten, durch Uebergangserscheinungen mit einander verbunden.

Die Beschaffenheit der Zeugungsstoffe und die Natur der Vorgänge, die mit der erfolgreichen Einwirkung beider auf einander verknüpft sind, bringen es mit sich, dass eine äussere Befruchtung nur bei Wasserbewohnern möglich ist. Daher sehen wir manche Thiere, bei denen nur diese stattfindet, zur Zeit der Reife der Geschlechtsproducte zu Wasserbewohnern werden, wenn sie auch in den Zeiten ihres Lebens, in denen sie nicht von den Zeugungsleistungen in Anspruch genommen werden, auf dem Lande ihr Wesen treiben; ein Beispiel dafür ist unsere Rana temporaria.

In der am tiefsten stehenden Form der äusseren Befruchtung, die wir vorzugsweise bei festgewachsenen oder schwer beweglichen Thieren antreffen, werden männliche und weibliche Stoffe aus ihren Bildungsstätten entleert, ohne dass eine Annäherung der verschiedenen Geschlechtsthiere stattfände. Die Strömungen im Wasser müssen dann den Transport des Sperma zu den Eiern übernehmen. Dass trotzdem die Unsicherheit des Befruchtungserfolges nicht grösser ist, hat einestheils seinen Grund darin, dass die in Frage stehenden Thiere meist dicht gedrängt in grosser Zahl bei einander vorkommen, anderentheils darin, dass sie die Zeugungsstoffe in verschwenderischer Fülle produciren. Bemerkenswerth ist, dass nach, in Aquarien gemachten Erfahrungen Vereinsamung oder Gesellschaft auf Zurückhaltung oder Entleerung von Sperma und Eiern einen Einfluss hat; so theilt O. Hertwig[2] mit, dass, wenn man eine Anzahl Toxopneusten zur Zeit ihrer Geschlechtsreife in ein Gefäss zusammen-

---

[1] Das Wort „Befruchtung“ ist hier im weiteren Sinne genommen; im engeren bezeichnet es Vorgänge in der Eizelle, von denen erst der nächste Abschnitt handeln wird.

[2] O. Hertwig, Beiträge etc. Morph. Jahrb. I, p. 378.

bringt, alsbald sowohl die männlichen, als auch die weiblichen Thiere freiwillig aus den fünf Genitalplatten ihre Geschlechtsproducte entleeren. Bei frei beweglichen Thieren, in deren Zeugung die äussere Befruchtung eine Rolle spielt, wird die Begegnung der Geschlechtsstoffe häufig dadurch sicher gestellt, dass sie zur Fortpflanzungszeit sich in grossen Schaaren versammeln oder auch paarweise absondern; in letzterem Falle pflegt das Männchen nicht nur den Moment der Eiablage Seitens des Weibchens genau zu beobachten und zur Spermaabsonderung zu benutzen, sondern oft auch in geeigneter Weise durch mechanischen Druck die Absonderung der Eier durch das Weibchen herbeizuführen. Wo die Eier ihre Befruchtungsfähigkeit auch noch längere Zeit nach der Ablage bewahren, da gehen wohl die Männchen den Laichplätzen der Weibçhen nach, um eine nachträgliche Befruchtung durch Samenergiessung über die Laichmassen zu bewirken. Bei Fröschen und Kröten kann man gradezu von einer äusseren Begattung reden, bei der freilich das Männchen auch nur den Zweck verfolgt, einestheils die Ablage der Eier zu veranlassen, anderentheils die hervortretenden sogleich zu befruchten. Auch die Befestigung von Spermatophoren in der Nähe der Geschlechtsöffnungen der Weibchen seitens der Männchen gehört in die Reihe der Vorgänge, die auf eine Befruchtung der Eier ausserhalb des mütterlichen Körpers abzielen.

Ungleich mannigfaltiger sind die Formen der inneren Befruchtung. Auch diese erfordert keineswegs immer einen Begattungsact, da das Eindringen des Sperma in die Geschlechtsorgane der Weibchen auch auf andere Weise herbeigeführt werden kann; so vermag bei wasserlebigen Thieren das Wasser die Spermatozoën bis zu den Eibildungsstätten, z. B. in die Mesenterialfalten des Gastrovascularraumes, zu führen. — Mitunter kommt eine scheinbare Begattung vor; bei Sepia Fillouxii, welche keinen Antheil an der Hectocotylie hat, stehen z. B. die Thiere Mund gegen Mund, die Arme in einander geschlungen, während der Wasserstrom aus dem Trichter des Männchens die Spermatophoren in die Mantelöffnung des Weibchens treibt[1]).

Dass bei der Herbeiführung innerer Befruchtung ohne Begattung die Weibchen keineswegs immer eine gänzlich passive Rolle spielen, geht aus den Beobachtungen Selenka's[2]) an Holothurien, speciell an Cucumaria doliolum, hervor. Sobald in einer Gesellschaft dieser Thiere ein Männchen anfängt, ruckweise den Samen auszustossen, beginnen die in der Nähe befindlichen Weibchen ein lebhaftes Spiel mit ihren Tentakeln, welche, unter solchen Umständen unverweilt abgetrennt und mikroskopisch untersucht, zahllose angeheftete Samenfäden erkennen liessen. Dass auf diese Weise Strömungen erzeugt werden, durch welche die Einfuhr des Sperma in das Atrium der weiblichen Cucumarien, wo dann weiter die Befruchtung der Eier vor sich geht, stattfindet, kann wohl nicht bezweifelt werden.

Auch die so höchst merkwürdige Hectocotylie, deren ausgebreitetes Vorkommen unter den Cephalopoden namentlich Steenstrup nachgewiesen hat, besitzt, so sehr auch die Betheiligung des betreffenden Armes am Zeugungsgeschäfte eine stufenweise Verschiedenheit erkennen lässt, keine andere Bedeutung, als die Herbeiführung einer inneren Befruchtung ohne Begattung, da zur Ausführung der letzteren Lage und Beschaffenheit der Organe gleich

---

1) Schmarda, II, p. 312.

2) Selenka, zur Entwicklung der Holothurien. Z. f. wiss. Zool. Bd. XXVII, p. 106.

ungeeignet sind. — Einigermassen analog ist das Vicariat, das durch die Kiefertaster der Araneiden übernommen ist. Das Endglied derselben besteht bei den Männchen aus einem löffelförmigen Organ und mehreren Haken und wird zur Aufnahme der Spermatophoren an die männliche Geschlechtsöffnung gebracht. Die Männchen nähern sich alsdann vorsichtig den Weibchen und führen die Spermatophoren in die weibliche Geschlechtsöffnung ein[1]).

Die innere Befruchtung kann auch durch blosse äussere Begattung bewirkt werden, wie das bei den Vögeln, mit Ausnahme der meisten Anatiden, Cursoren und Penelopiden, der Fall ist. In der Regel aber geschieht innerliche Befruchtung auch durch innerliche Begattung, d. h. durch Einführung des männlichen Copulationsorganes in das weibliche. Die näheren Vorgänge während der Begattung und namentlich auch die Einrichtungen zur Aufnahme des Sperma sind von ausserordentlicher Mannigfaltigkeit, im Uebrigen aber für die Betrachtung der Gesammtbedeutung der inneren Befruchtung doch nur von untergeordnetem Interesse.

F. Umwandlung des unreifen Eies in das reife befruchtungsfähige Ei, die Befruchtung desselben und die ersten Entwicklungsvorgänge am befruchteten Ei.

Welche Umwandlungen erleidet nun das Eierstocksei bei und nach der Einwirkung des Sperma, welches sind namentlich die ersten, die Befruchtung andeutenden Erscheinungen am thierischen Ei? — Wenn auch der Verfolg der Entwicklung des Eies zum Embryo und dessen Ausgestaltung zum freien, den Eihüllen entschlüpften Thiere über den Rahmen gegenwärtiger Arbeit weit hinausreicht, so sind doch grade die ersten Vorgänge am Ei vor und nach der Befruchtung bis zum Beginn der Dotterfurchung nicht nur von ganz allgemeinem, sondern auch von einem speciellen und brennenden Interesse insofern, als wir durch die Erkenntniss derselben, wie sie uns durch die Untersuchungen von Auerbach[2]), Bütschli[3]), Strasburger[4]), Fol[5]) und namentlich O. Hertwig[6]) und Selenka[7]) nunmehr erschlossen ist, die Hoffnung, zu einer einheitlichen Auffassung aller Fortpflanzungsvorgänge zu gelangen, ihrer Verwirklichung um ein Bedeutendes näher gebracht sehen.

---

[1]) Schmarda. II, p. 53. [2]) L. Auerbach, organologische Studien. Breslau 1874.

[3]) O. Bütschli, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. 1876.

[4]) E. Strasburger, über Zellbildung und Zelltheilung. Jena 1875; und
E. Strasburger, über Befruchtung und Zelltheilung. Jena 1878.

[5]) Fol, die erste Entwicklung des Geryonideneies. Jen. Zeitschr. f. Med. u. Naturw. Bd. VII, p. 471—492.
H. Fol, sur les phénomènes intimes de la division cellulaire. Compt. rend. 1876.
H. Fol, sur le commencement de l'hénogonie chez divers animaux. Arch. des sciences phys. et nat. etc. Genève. T. LVIII. Avril 1877.

[6]) O. Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morph. Jahrb. I, 1876, p. 347—434. — III, 1877, p. 1—86, 271—280. — IV, 1878, p. 156—213.
„Hertwig fällt hinsichtlich des Nachweises dieses Vorganges" (der Bildung des „Furchungskernes" namentlich) „alles Verdienst zu, welches Dem allein gebührt, der einen Vorgang zum ersten

Auch ohne vorgängige Befruchtung vollziehen sich an dem unreifen Eierstocksei eine Reihe von Veränderungen, durch die es zum reifen befruchtungsfähigen Ei wird, als welches es in den Oviduct übertritt. Diese Veränderungen beziehen sich theils auf seine Grösse, theils auf seine Hüllen, theils auf seinen Inhalt. Aus den Beobachtungen Selenka's[8]) an den Eiern von Toxopneustes variegatus ergibt sich, dass das Wachsthum des Eies namentlich von der „äusseren Dotterschicht" ausgeht. Diese lagert sich auf dem Ei ab, nachdem eine zarte körnchenfreie „mittlere Schicht" [9]) sich gebildet hat, welche die körnige „innere Dotterschicht" von der Theilnahme an der Pseudopodienbildung ausschliesst, vermittelst deren die äussere Schicht die Ernährung und das Wachsthum des Eies bewirkt. Zugleich mit der Bildung der äusseren Schicht umgibt sich das Ei mit einem Gallertmantel zu seinem Schutze und als Bett für die Pseudopodien, welche anfangs vereinzelt und in der Gestalt plumper, amöboid sich bewegender Fortsätze auftreten, dann schnell an Zahl und Feinheit zu-, an Beweglichkeit aber abnehmen, bis sie, wenn das Ei seine definitive Grösse erreicht hat, starr werden und eine Zona radiata um die mittlere Dotterschicht vorstellen. Bei Eiern, die in der Pseudopodienbildung begriffen sind, wird das Keimbläschen durch amöboide Contractionen des Dotters gegen die Peripherie des Eies getrieben. Der Keimfleck zerfällt; die Keimbläschenmembran, sowie das nucleoplasmatische Reticulum lösen sich im Kernsafte, und es tritt bald das Stadium ein, welches von früheren Forschern wiederholt mit grosser Bestimmtheit als „kernlos" bezeichnet worden ist[10]). Aber bei geeigneter Behandlung

---

Male wirklich nachweist, gegenüber denjenigen, die ihn vermuthungsweise, als wahrscheinliches Product blosser Ueberlegung erschlossen haben." Bütschli, l. c. p. 225; cf. auch R. S. Bergh, Studien über die Entwicklung des Eies von Gonothyraea Lovéni Allm. Morph. Jahrb. V, 1879, p. 41—42: „Der Naturforscher, der bezüglich unserer Kenntniss der ersten Entwicklung des unbefruchteten Eies am meisten epochemachend wirkte, ist O. Hertwig, welcher zuerst zwischen den beiden grundverschiedenen morphologischen Begriffen des Keimbläschens und des Eikernes scharf sonderte und darauf hinwies, dass die starke Differenz, welche sich in den Angaben vieler früheren Autoren in diesem Punkte findet, zum grössten Theile sich darin begründete, dass diese Begriffe immer verwechselt worden sind. Doch war es erst in seiner 2. u. 3. Mittheilung, dass Hertwig, fast zu derselben Zeit wie Fol und unabhängig von ihm, zu völliger Klarheit über die Auflösung des Keimbläschens, die Ausstossung der Richtungskörperchen und die Bildung des Eikernes gelangte".

Und Selenka hebt hervor, dass O. Hertwig das Verdienst gebühre, den Process der Copulation von Eikern und Spermakern zuerst richtig gedeutet zu haben. E. Selenka, Zool. Studien I. Befruchtung des Eies von Toxopneustes variegatus. 1878. p. 8.

7) E. Selenka, die ebencitirte Arbeit. — Was die in dieser Untersuchung niedergelegten Resultate betrifft, so klappen sie allerdings, um S's eignen Ausdruck zu gebrauchen, theilweise den mittlerweile von O. Hertwig und Fol gefundenen nach. Aber es sind doch durch Selenka eine ganze Reihe höchst wichtiger Vorgänge theils zum ersten Male beobachtet, theils in das richtige Licht gestellt, so namentlich die Art und Weise, wie Ernährung und Wachsthum der Eizelle vor sich geht, das Eindringen des Spermatozoon in das Ei und einige von den, die Befruchtung unmittelbar begleitenden und ihr folgenden Erscheinungen.

8) Selenka, l. c. p. 2—3, fig. 2—5.

9) von Selenka aufgefunden; dagegen sind die äussere und innere Dotterschicht bereits von E. van Beneden unterschieden worden (cf. seine: Contributions à l'histoire de la vésicule germinative etc. Bullet. de l'Acad. r. d. Belg. T. LXI. No. 1. 1876).

10) cf. O. Hertwig, Beiträge etc. Morph. Jahrb. III, 1877, p. 12.

mit ein- bis zweiprocentiger Essigsäure oder mit Osmiumcarmin erkennt man in der Eizelle ein zartes spindelförmiges Gebilde von der characteristischen Beschaffenheit, welche neuerdings so häufig von Kernen beschrieben worden ist, die in der Theilung begriffen sind. Dasselbe zeigt zwei helle Höfe, um jeden derselben die Dotterkörnchen in radiärer Anordnung; zwischen beiden Höfen verläuft eine Anzahl feiner, ziemlich stark lichtbrechender Fäden mit mittleren Verdichtungen; diese Fäden vereinigen sich in zwei Puncten, einem in jedem der hellen Höfe[1]. Die ganze Figur ist die „Kernspindel" O. Hertwig's, Auerbach's „kernauflösende oder karyolytische Figur", Fol's „amphiaster de rebut", Bütschli's „Richtungsspindel", deren mittlerer Theil „Kernplatte" (Strasburger) oder „mittlere Verdichtungszone" (O. Hertwig) genannt worden ist. Die Formelemente dieses Gebildes sind Kernsubstanz und Kernsaft. Es lagert sich in der Eizelle so, dass seine Längsaxe in die Richtung eines Eiradius fällt, wenn es nicht schon von seiner Entstehung an derartig eingestellt war. Die der Eiperipherie zugekehrte Spitze der Richtungsspindel bewirkt eine Hervorwölbung der Dotteroberfläche. An dem solchergestalt entstandenen „Dotterhügel" werden die Producte des sich vollziehenden Theilungs- oder besser Knospungsprocesses ausgestossen, nämlich die „Richtungskörperchen", kleine, sich allmählich abschnürende Tochterzellen, welche, wie echte Knospen, mit Antheilen an allen Hauptbestandtheilen der Mutterzelle ausgerüstet sind, mit Protoplasma ihres Protoplasmaleibes, und (in Folge des Ueberganges eines Theil der Richtungsspindel in dieselben) mit Kernsubstanz von ihrem Kern[2]. Bisweilen wird nur ein Richtungskörperchen gebildet, z. B. bei Gonothyraea Lovéni[3]. Entstehen, wie wohl meistens, deren zwei, so ergänzt sich für das zweite die zurückgebliebene centrale Hälfte des Amphiasters, und seine Differenzirung wiederholt sich. Die Bildung eines dritten Richtungskörperchens, wie sie O. Hertwig[4] bei Nephelis und Nausithoë beobachtet hat, geschieht durch Theilung des zuerst gebildeten.

In den letzten Jahren ist die Ausstossung der Richtungskörperchen bei so vielen und so verschiedenen Thierformen nachgewiesen worden, dass an ihrer allgemeinen Verbreitung durch das ganze Thierreich kaum noch zu zweifeln ist[5]. Wenn darüber, dass die Bildung der Richtungskörperchen morphologisch als eine Zellknospung anzusehen ist, die Uebereinstimmung unter den Forschern, die sich mit diesem Process eingehender beschäftigt haben, mehr und mehr zunimmt, so sind dagegen unsere Vorstellungen von der physiologischen Bedeutung desselben noch äusserst undeutlich. Denn es muss zugegeben werden, dass die Klarheit unserer Einsicht in die feineren Vorgänge der Eireifung wenig damit gefördert wird,

---

[1]) cf. R. S. Bergh, Studien über die erste Entwicklung des Eies von Gonothyraea Lovéni. Morph. Jahrb. V, 1879, p. 30; ferner die citirten Arbeiten von Hertwig, Bütschli etc.

[2]) O. Bütschli, entwicklungsgeschichtliche Beiträge. Z. f. wiss. Zool., XXIX. 1877, p. 235.

[3]) Bergh, l. c. p. 31. [4]) O. Hertwig, Beiträge etc. Morph. Jahrb. IV, 1878, p. 182.

[5]) Strasburger hat auf die Verbreitung von, den Richtungskörperchen analogen Gebilden auch im Pflanzenreiche aufmerksam gemacht: „Ich fand bei Pflanzen eine ganze Anzahl von Gebilden, die, soweit sie von weiblichen Zellen stammten, sich mit Richtungskörperchen vergleichen lassen. Solche Bedeutung schienen mir die Protoplasmaballen, welche die Eier vieler Algen vor der Befruchtung ausstossen, weiter die Bauchcanalzellen der Eier bei höheren Cryptogamen und bei Coniferen zu haben." (Befruchtung und Zelltheilung. 1878, p. 79).

dass man das Wesen der Ausstossung jener Knospungsproducte in einer, durch die Volumverminderung bewirkten Verjüngung des Eizellenkernes sieht[1]), so anziehend diese Deutung, namentlich mit Rücksicht auf verwandte Vorgänge im Bereiche der Conjugation, auch ist. Dass die Benennung der in Frage stehenden Gebilde als Richtungskörperchen, globules polaires etc. in Folge von Anschauungen erfolgt ist, die auf dem secundären Zusammentreffen gewisser Vorgänge begründet und daher wenigstens nicht durchaus zutreffend sind, wird sich weiterhin noch ergeben.

Mit der Ausstossung der Richtungskörperchen geht die Bildung des „Eikernes“ Hand in Hand. Derselbe entsteht aus der centralen Hälfte des zuletzt entstandenen Amphiasters unter vorübergehendem Auftreten einer an Deutlichkeit und Ausdehnung anfänglich ebenso rasch zu-, wie nachher abnehmenden Strahlenfigur, und zwar so, dass dieser (nach O. Hertwig stets mit einem kleinen Nucleolus versehene, nach Selenka homogene und kernkörperlose[2])) „Eikern“ zumeist excentrisch unterhalb des Dotterhügels belegen ist. Mit dem Austritt der Richtungskörperchen hat sich zugleich ein Tropfen körnchenfreien Protoplasmas nach aussen ergossen, welcher alsbald den ganzen Dotter umfliesst und zwischen diesem und den, von zahlreichen feinen Porencanälen durchsetzten Gallertmantel eine mit Eigenbewegung begabte, automatische Rindenschicht darstellt[3]). „In diesem Zustande verharrt das Ei, wenn es nicht befruchtet wird, längere Zeit. Die zur Reife führenden Vorgänge sind damit abgeschlossen“[4]).

Der eigentliche Befruchtungsvorgang (bis jetzt am genauesten von Selenka[5]) beobachtet) vollzieht sich nun so, dass die Spermatozoën zunächst in den Gallertmantel eindringen, dessen radiäre Poren ihnen den Weg vorzeichnen, insofern aber ihnen Schwierigkeiten bereiten, als das Köpfchen der Samenfäden dicker als das Porenlumen ist. Den geringsten Widerstand finden diejenigen Spermatozoën, welche in der Nähe des Dotterhügels, wo ja in Folge des Austritts der Richtungskörperchen der Weg am practicabelsten ist, eindringen. Sowie das erste Spermatozoon nach bohrenden Bewegungen mit seinem Kopf die Rindenschicht des Dotterhügels durchdrungen hat, tritt mit dieser eine auffallende Veränderung ein; sie wird runzelig, und es hebt sich von ihr rasch eine feine Membran ab, die unter normalen Verhältnissen nicht gestattet, dass noch fernerweit Spermatozoën in den Dotter eintreten[6]). Die anfangs heftigen, den ganzen Dotter erschütternden Bewegungen des eingedrungenen Spermatozoon hören auf, sobald dasselbe eine kleine Strecke gegen das Eicentrum vorgedrungen ist. Der Schwanz ragt als regungsloser Faden noch aus der Rindenschicht hervor, während sich äusserst schnell um den Kopf die von Fol zuerst beobachtete und abgebildete Dotterstrahlung bildet, deren Radien an Zahl und Länge zunehmen, bis der in

---

1) Wie z. B. Bütschli, entwicklungsgesch. Beitr., l. c. p. 237. Anm. — Rabl's Versuch (Jen. Zeitschr., Bd. X, N. F., p. 337), die Richtungskörperchen als Schutzorgane der Eizelle gegen den Druck der Dotterhaut darzustellen, hat wohl mit Recht keinen Anklang gefunden.

2) O. Hertwig, Morph. Jahrb. IV, p. 166—167; Selenka, l. c. p. 4. 3) Selenka, l. c. p. 4.

4) O. Hertwig, l. c. p. 167. 5) Selenka, c. l. p. 5—10.

6) Ein Eindringen mehrerer Spermatozoën in ein Ei bewirkt eine pathologische Veränderung desselben, in Folge deren es nicht zur normalen Entwicklung gelangt (cf. O. Hertwig, Morph. Jahrb. IV, p. 170; Tfl. VII, Fig. 6; Tfl. VIII, Fig. 16—17); auch Fol hat den Zerfall derartiger Eier beobachtet.

einem hellen Hof körnchenarmen Protoplasmas erscheinende Spermatozoënkopf ungefähr im Eicentrum angekommen ist. Hier verweilt er, bis auch der, nach Selenka mit amöboider Beweglichkeit ausgestattete Eikern daselbst eintrifft. Mittlerweile werden Kopfspitze und Schwanz des Samenfadens resorbirt; der Rest aber nimmt an Volumen zu und wird zum „Spermakern". Beim Zusammentreffen von Eikern und Spermakern erfolgt dann die Verschmelzung beider zum „Furchungskern", ein Vorgang, der bereits von Auerbach, van Beneden, Bütschli u. A. gesehen, von O. Hertwig aber zuerst richtig gedeutet worden ist. Hierbei wird anfänglich der viel kleinere Spermakern in eine napfähnliche Vertiefung des Eikernes aufgenommen; es findet eine Volumenvermehrung des ersteren statt, und dann erst erfolgt die gegenseitige Durchdringung der Materie beider Kerne und die Bildung des Furchungsellipsoides. Die weitere Metamorphose des Furchungskernes ist nichts anderes als eine gewöhnliche Kerntheilung: Es entsteht wieder die Kernspindel mit den hellen Höfen, der Fol'sche Amphiaster etc. Die Dotterstrahlungen, deren Centren anfangs von den Spitzen der Kernspindel, nach deren Differenzirung von den zu Furchungskernen zweiter Generation verschmelzenden Kernfaserverdickungen eingenommen werden, führen die Furchung des Dotters herbei [1]), verschwinden aber rasch, nachdem diese sich vollzogen hat [2]). Die erste Theilungs- oder Furchungsebene ist somit zunächst in ihrer Lage durch die Längsaxe des Furchungskernellipsoides bestimmt, würde daher im Allgemeinen senkrecht auf der Richtung des Spermatozoonweges stehen, wenn nicht, wie Selenka beobachtet hat, das ganze Ellipsoid nach der Verlöthung von Spermakern und Eikern sich drehte, bisweilen um annähernd 90 Grad [3]). In Folge dessen schneidet, wenn das befruchtende Samenelement am Dotterhügel eingedrungen ist, auch die erste Furchungsebene annähernd diese Gegend der Dotteroberfläche. Da aber das Spermatozoon auch an anderer Stelle in den Dotter eindringen kann [4]), und dann der Eiradius, der ihm den Weg vorzeichnete, für die Einstellung der ferneren Vorgänge maassgebend ist, so sind demgemäss unsere früheren Vorstellungen, auf Grund deren die Bezeichnungen „Richtungskörperchen", „globules polaires" etc. entstanden sind, zu modificiren. Denn nicht der Ort, wo diese ausgestossen worden sind, entscheidet die Lage der ersten Furchungsebene und des „formativen Poles", sondern der Weg des befruchtenden Spermatozoon; und nur, weil in der Mehrzahl der Fälle Austrittsstelle der Richtungskörperchen und Eintritt des Spermaelements zusammenfallen, erscheinen jene Benennungen im Allgemeinen gerechtfertigt.

Wie weiterhin der Furchungsprocess in seinen verschiedenen Abarten sich vollzieht, wie die Anlagen der Keimblätter und diese selbst entstehen, wie von diesen dann die Organanlagen des Embryo sich sondern, das mag an dieser Stelle unerörtert bleiben. Was aber aus den geschilderten Vorgängen für uns als überaus wichtiges Resultat sich ergibt, das ist erstens die Ueberzeugung, dass „vom Keimbläschen bis zum Furchungskern ein ununter-

---

[1]) eben durch die, unter den Dotterelementen sich vollziehenden Anziehungen und Abstossungen, deren Ausdruck sie sind.

[2]) Selenka hat unsere Kenntniss hinsichtlich der näheren Vorgänge bei der Metamorphose des Furchungskernes namentlich durch die Beobachtung über die Verschmelzung der von ihm so genannten Nucleoplasten vervollständigt; siehe l. c. p. 12 u. 13.

[3]) Selenka, l. c. p. 9. [4]) ebenda p. 6.

brochener Zusammenhang zwischen den verschiedenen Kerngenerationen herrscht, und es kein kernloses Zwischenstadium in der allmählichen Umwandlung des Eies gibt[1]; zweitens aber die Einsicht in die unmittelbare Verknüpfung der geschlechtlichen Befruchtungs- mit den Conjugationsvorgängen und mit der Theilung im weiteren Sinne des Wortes. Auch hier, wie es Engelmann gelegentlich der Untersuchung von Conjugationsprocessen bei Infusorien ausgesprochen hat[2], tritt uns vorübergehend ein hermaphroditischer Zustand einer Zelle entgegen, ein Stadium, in der sie gleichzeitig zwei potentiell und geschlechtlich verschiedene Kerne enthält, ganz entsprechend dem Kern und Nebenkern bei den conjugirten Infusorien. Und andererseits stehen die Veränderungen, die der Furchungskern weiterhin durchmacht, in der vollkommensten Uebereinstimmung mit den Erscheinungen am Nucleus sich theilender einzelliger Organismen.

G. Weitere Schicksale des befruchteten Eies. — Postembryonale Ausbildung. — Directe Entwicklung und Metamorphose.

Das weitere Schicksal der ausserhalb oder innerhalb des mütterlichen Organismus befruchteten Eier kann ein verschiedenes sein. Thiere, bei denen die Eier sich von ihrer Bildungsstätte loslösen, um in's Freie zu gelangen, nennen wir eiergebärend oder ovipar. Der Zeitpunct der Eierablage kann ein sehr verschiedener sein; sie kann noch vor der Befruchtung geschehen, nach derselben, zu einer Zeit, wenn die Eier noch in den ersten Entwicklungsstadien stehen, oder nach vollendeter Dotterfurchung, oder wenn der Aufbau des Embryo schon weit vorgeschritten ist. Immer ist dieser hinsichtlich seiner Ernährung auf die Ausstattung angewiesen, die der mütterliche Organismus ihm in der Gestalt des Nahrungsdotters hat zu Theil werden lassen; auch in den Fällen, wo die Eier lange nach der Befruchtung noch in den Eileitern verharren, findet keine directe Ernährung der Embryonen etwa von Seiten der Kreislaufsorgane der Mutter statt. Den Moment der Sprengung der Eihüllen bezeichnen wir als die Geburt des jungen Thieres; dieselbe erfolgt meist, nachdem der Nahrungsdotter aufgebraucht ist, keineswegs aber immer erst so spät. So verlassen z. B. die meisten Fische die Eihüllen sehr früh, in der Regel noch mit dem Dottersack, und sind daher in der ersten Zeit ihres Freilebens in ihren Bewegungen sehr behindert.

---

[1]) O. Hertwig, Morph. Jahrb. III, p. 30 u. 17. — Die Hypothese Haeckel's, den Rückschlag der Eizelle in den Cytodenzustand betreffend (cf. E Haeckel, Studien zur Gastraeatheorie, 1877, p. 137—142), ist daher hinfällig.

Interessant wird es sein, zu erfahren, wie die parthenogenetisch sich entwickelnden Eier hinsichtlich der Umformungen des Keimbläschens, resp. Eikernes, sich verhalten. Selenka hofft die Antwort auf diese noch offene Frage uns zu bringen (l. c. p. 4). Ein Fingerzeig liegt darin, dass bei den parthenogenetisch zur Ausbildung gelangenden Eiern der Rotatorien Richtungskörperchen bislang nicht haben aufgefunden werden können, eine „Verjüngung“ des Eizellenkernes daher nicht stattzufinden oder nicht nothwendig zu sein scheint.

[2]) siehe oben p. 41, und Engelmann, Entw. u. Fortpfl. d. Inf. Morph. Jahrb. I. p. 628.

Die grossen mechanischen und physiologischen Vortheile, welche dem Mutterthiere aus der Ablage der Eier erwachsen, die dadurch erzielte Gewichtsverminderung und grössere Beweglichkeit, die Möglichkeit der Herbeiführung neuer Vermehrung, lassen es leicht erklärlich finden, dass unter den geschlechtlich sich fortpflanzenden Thieren die Mehrzahl ovipar ist. Indessen ist andererseits die Gefahr, welche der Nachkommenschaft daraus erwachsen würde, wenn die Eier sich selbst überlassen blieben, vielfach so gross, dass dadurch die Arterhaltung ernstlich in Frage gestellt erschiene. Es zeigt sich, dass, um dieser Gefahr zu begegnen, zwei Arten von Auswegen sich ausgebildet haben. Einestheils werden die, vom Weibchen abgelegten Eier von diesem selbst oder auch von dem Männchen mit Hülfe von Bruttaschen, Eiersäcken, gelegentlich auch in der Form von Schnüren oder an der äusseren Leibeswand, an Abdominalfüssen etc. angekittet, so lange umhergetragen, bis die Jungen auskriechen; oft wird auch nachher noch diesen durch den elterlichen Körper Bedeckung und Schutz gewährt, wie wir Aehnliches bei manchen Crustaceen, Arachnoideen und Fischen finden. Unter den letzteren sind von Interesse die „marsupialen" Männchen der Lophobranchier, etwa von Syngnathus acus. Diese pflegen die Brut, indem sie die Eier unter dem Bauche oder an der Basis des Schwanzes, gewöhnlich zwischen zwei Hautfalten, die wie die Flügel einer Doppelthür sich schliessen, tragen. Unter dem Anscheine einer wahren Begattung legen sich Männchen und Weibchen an einander, während die Eier in das Marsupium des Männchens übergehen und von diesem befruchtet werden, worauf sich die Falten bis zum Ausschlüpfen der Jungen schliessen[1]).

Andererseits werden von einer nicht unbeträchtlichen Anzahl von Thieren die Eier so lange in den Eileitungsorganen zurückgehalten, dass das Ausschlüpfen der Jungen in diesen stattfindet, und dieselben entweder unmittelbar danach oder nach einer kürzeren oder längeren Periode weiterer Entwicklung lebendig geboren werden. Solche Thiere nennen wir ovovivipar. Wir finden ovovivipare Formen zerstreut in sehr verschiedenen Gruppen des Thierreiches: bei Cythere (Ostracoden), Scorpio, Phrynus und den Oribatiden (Arachnoidea); einigen Scolopendren und Peripatusarten (Myriapoda); in relativ wenigen Fällen unter den Insecten (bei Tachina, einigen Oestrus, den Pupiparen, Chironomus pallipes, einigen Staphylinen und den Strepsipteren); bei Cyclas, Pisidium, Galeomma, Mya bidentata, Kellya rubra (Lamellibranchiata); bei Paludina vivipara, einigen Pupa, Clausilia, Melania, Partula, Achatinella, Sagda, Helix rupestris (Gasteropoda); von den Fischen entwickeln lebendige Jungen im Eierstock wenige Knochenfische, so Anableps und Poecilia unter den Cyprinodonten, Hemirhamphus (Scomberesociden), Zoarces viviparus (Bleniiden), Sebastes viviparus (Cataphracten) und die Embiotociden (Holconoti), in den Eileitern dagegen einige Species der Rochen und Haie; endlich sind unsere Salamandriden, Coecilia compressicauda (Amphibia)[2]), manche Vipern, die Seeschlangen, Coronella, Homalopsis, Seps, Chamaesaurus, Anguis fragilis

---

[1]) Schmarda, II, p. 371—372.

[2]) Bei Schmarda findet sich auch Rhinoderma als vivipar aufgeführt, was auf einem Irrthum beruht, da wir durch die schon oben citirte Arbeit Espada's wissen, dass diese Meinung durch die Brutpflege seitens des Männchens entstanden ist, welches die jungen Kaulquappen in seinem Kehlsacke aufzieht.

(Reptilia) hierher gehörig. — Wo die aus den Eihüllen ausgeschlüpfte junge Brut noch längere Zeit im Uterus oder in der Leibeshöhle des Mutterthieres bleibt, finden sich wohl auch besondere Ernährungsveranstaltungen für dieselben; so ist bei den Daphnoiden nachgewiesen, dass die den Brutraum erfüllende Flüssigkeit einen beträchtlichen Gehalt an Albuminaten besitzt, der ihr durch besondere Gefässe des Mutterthieres zugeführt wird. Bei Salamandra atra kommt in jeder Uterushälfte von den sämmtlichen, in grösserer Zahl vorhandenen Eiern (ca. 20) nur eines zur Entwicklung. Die Dottern der übrigen verschmelzen zu einer einzigen Masse, welche der aus ihren Eihüllen ausschlüpfenden Larve zur Ernährung dient, bis diese nach Rückbildung ihrer langen Kiemen, bereits zum Landleben befähigt, geboren wird. Ganz ähnlich bedarf bei der Daphnoidengattung Moina das Winterei stets einer grossen Zahl von Keimgruppen (48), von denen eine die Eizelle enthält, alle übrigen (47) aber nur die Bedeutung von Nährzellen besitzen, die der Eizelle, indem sie nach und nach zerfallen, ihr gelöstes Protoplasma zuführen[1]. Von den ovoviviparen Thieren hat man einige wenige, im Grunde zu ihnen gehörige Dipterenfamilien, nämlich die Brauliden, Nyctheribiiden und Hippobosciden, als pupipare getrennt, weil sie sich dadurch auszeichnen, dass sie Larven gebären, die bereits vollkommen reif zur Verpuppung sind und nach ihrer Geburt direct in diese Metamorphose eingehen.

Als vivipar im engeren Sinne des Wortes würde man endlich diejenigen Thiere bezeichnen, bei denen, da die Menge des Nahrungsdotters im Ei zur Ausbildung der, in verhältnissmässig beträchtlicher Körpergrösse geborenen Jungen ungenügend ist, zwischen dem Ei und der Mutter ein unmittelbarer organischer Zusammenhang durch ein intermediäres Gebilde bewerkstelligt wird, das aus dem Kreislaufe der letzteren durch Neubildung von Gefässen hervorgeht und als Placenta bezeichnet wird. Diese Art der Entwicklung, welche von dem mütterlichen Organismus grosse Opfer an Ernährungsmaterial erheischt, kann selbstverständlich nicht zur gleichzeitigen Ausbildung einer beträchtlichen Zahl von Jungen dienen; ja, indem sie auf die Klasse der Mammalia beschränkt ist, wird durch die besondere Art und Weise der Ernährung der Neugeborenen auch über die Tragzeit hinaus der mütterliche Kräftezustand so sehr in Anspruch genommen, dass in der überwiegenden Mehrzahl aller Fälle an die Production eines Ueberschusses von Bildungsmaterial zum Zwecke baldiger Einleitung eines neuen Zeugungsproceses nicht zu denken ist. In der That vermögen nur die Opfer, welche von den Elternthieren im Interesse der Pflege, der Ernährung, des Schutzes und der Unterweisung der Jungen gebracht werden, und die solchergestalt erkaufte grössere Wahrscheinlichkeit, dass die letzteren zur völligen Ausbildung gelangen und nicht schon auf den ersten Entwicklungsstufen im Kampfe um's Dasein erliegen, die geringe Geburtsziffer mit dem Zwecke der Erhaltung der Art in Einklang zu bringen.

Auch die Viviparität in ihrer strengeren Begrenzung ist keine unvermittelt dastehende Erscheinung. Für das Verständniss ihrer Entstehung ist vielmehr eine Uebergangsform vom grössten Interesse, die man als Entwicklung mit Hülfe einer „Dottersackplacenta“ bezeichnet. Letztere bildet sich bei einigen Haien (Carcharias, Mustelus laevis) in der Weise aus, dass an der Oberfläche des Dottersackes kleine Zotten entstehen, die in entsprechende Vertiefungen

---

[1] A. Weismann, zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Z. f. wiss. Zool. XXVIII, p. 126.

des zu einem Uterus erweiterten Theiles des Oviductes sich einfügen und die Ernährung des jungen Thieres aus dem Kreislaufe der Mutter besorgen[1]).

Zu einem guten Theile sind in den Verschiedenheiten, welche die embryonale Entwicklung der Thiere erkennen lässt, auch diejenigen Besonderheiten begründet, welche in dem postembryonalen Leben derselben zum Ausdrucke gelangen. Beide, durch den Geburtsact von einander getrennten Entwicklungsabschnitte stehen in Bezug auf die morphologischen Veränderungen, welche in ihnen der thierische Organismus erleidet, zu einander in einem umgekehrten Verhältnisse. Zwar ist kein Thier bei seiner Geburt dem Elternthier ähnlich im mathematischen Sinne des Wortes, und niemals würde ein einfaches Wachsthum, das die Verhältnisse der einzelnen Organe und Körpertheile unberührt liesse, aus dem Neugeborenen ein geschlechtsreifes erwachsenes Wesen machen. Aber die Summe der Umformungen und Neubildungen, welche erforderlich ist, um das junge Thier den Höhepunkt allseitiger Kraftentfaltung erreichen zu lassen, ist doch innerhalb sehr weiter Grenzen veränderlich, und zwar im Allgemeinen in dem Sinne, dass, je länger der embryonale Zustand dauert, und je complicirter die in seinen Bereich fallenden Entwicklungsvorgänge sind, desto einfacher die in dem Freileben nach der Geburt sich vollziehende Gestaltsentfaltung des Thieres erscheint; und dass umgekehrt, je kürzer das Embryonalleben, je unzureichender namentlich die Ernährung des Embryo in einem sehr kleinen, kümmerlich mit Nahrungsdotter ausgestatteten Ei war, desto beträchtlicher nicht nur der Grössen-, sondern 'auch der Formunterschied zwischen dem jungen Thiere beim Verlassen der Eihüllen und dem Geschlechtsthier der Art ist, desto mehr in Folge dieser Differenz die anatomische Grundlage der gesammten Lebenserscheinungen, der Vollzug der physiologischen Functionen, kurz die ganze Lebensweise bei beiden verschieden erscheint.

Wenn insbesondere in dem letzteren Falle die Umbildung mit dem Verluste anfänglich vorhandener und für die ersten Stadien des postembryonalen Lebens sehr wichtiger provisorischer Organe verbunden ist, dann reden wir von einer Metamorphose, die das junge Thier, die „Larve“, durchmacht, während wir ihm im ersten Falle, wo es nur zu wachsen und seine Geschlechtsorgane auszubilden braucht, eine directe Entwicklung zuschreiben.

Aus dem vorstehend betonten Zusammenhange zwischen der embryonalen und postembryonalen Entwicklung einerseits und der directen Ausbildung oder der Metamorphose andererseits folgt schon, dass wir die letztere vorzugsweise bei wirbellosen Thieren verbreitet antreffen werden. Unter den Fischen finden wir sie nur bei Amphioxus und Petromyzon, wahrscheinlich auch bei Conger, Nettastoma und Alepocephalus[2]); dagegen ist das Vorkommen einer Metamorphose mit sehr scharf characterisirten Larvenzuständen ganz allgemein bei den Amphibien und für diese daher auch von systematischer Wichtigkeit. Weiter hinauf in der Reihe der Vertebraten reden wir nicht mehr von einer eigentlichen Metamorphose. Freilich liegt darin wenig folgerichtige Strenge; denn wenn wir die kiemenathmenden Schnecken und die Muschelthiere als durch Metamorphose sich entwickelnd bezeichnen, wiewohl das einzige vorübergehend sich findende, embryonale Organ das „Segel“ ist, welches abgeworfen wird, sobald ihr bleibendes Bewegungsorgan, der sogenannte „Fuss“, ausgebildet ist, so sollten wir

[1]) Schmarda. II, p. 351. [2]) Schmarda. II, p. 351.

auch den Beutelthieren eine Metamorphose zuschreiben. Denn auch bei ihren Jungen finden wir, was wir doch als das Wesen der Metamorphose ansehen, provisorische Bildungen, die auf die Besonderheiten des Lebens nach der Geburt Bezug haben und später verloren gehen, wenn die Thiere in andere Verhältnisse kommen, nämlich eine eigenthümliche thurmförmige Bildung ihres Kehlkopfes, durch welche ein directer Zusammenhang der Luftwege mit den Choanen hergestellt wird, und die jungen Thiere in den Stand gesetzt werden, zu derselben Zeit zu athmen und zu saugen [1]. — Dieses Beispiel mag uns zu gleicher Zeit darüber belehren, dass eine scharfe Grenze zwischen directer Entwicklung und Metamorphose nicht existirt, beide Entwicklungsformen vielmehr durch zahlreiche Vermittlungen in einander übergehen.

In Bezug auf die Insecten, bei denen die Vorgänge der Larvenentwicklung besonders augenfällig sind, hat sich die Präcisirung einiger Unterarten der Metamorphose als nützlich herausgestellt. Man unterscheidet bei ihnen vollkommene und unvollkommene Verwandlung (Metamorphosis completa s. Palingenesis und Metam. incompleta), je nachdem in den Verlauf der Entwicklung ein Ruhezustand (Puppenschlaf) mit durchgreifenden inneren Veränderungen der Organe und Gewebe (Histolyse) neben der Umprägung der äusseren Form eingeschaltet ist oder nicht. Besonders complicirte Metamorphosen mit mehreren aufeinanderfolgenden Larvenzuständen, die durch Verpuppungen von einander getrennt sind, sind Hypermetamorphosen genannt worden; die Familie der Meloiden (Sitaris, Meloë), einige Hymenopteren (Pteromalus, Platygaster, Polynema, Teleas), die Rhipipteren, unter den Ephemeriden Palingenia virgo und Chloëon [2], endlich einige Crustaceen, nämlich Euphausia und Penaeus [3], die sowohl das Nauplius-, als auch das Zoëa-Stadium durchlaufen, sind die bekanntesten Beispiele für diese höchst merkwürdige Erscheinung.

Wenn auch die Metamorphose der meisten Thiere einen Fortschritt von einem niederen Organisationstypus zu einem höheren erkennen lässt, so zeigen doch alle parasitischen Crustaceen und Cirripedien, einige Würmer (z. B. die Cephalobranchiaten unter den Chaetopoden), Räderthiere (die parasitischen Perosotrochiden) und Mollusken das Gegentheil. Diese überschreiten den Höhepunct ihrer körperlichen Entwicklung, verlieren Sinnesorgane, Bewegungswerkzeuge etc. Man redet daher bei ihnen, im Gegensatz zu der normalen progressiven Verwandlung, von rückschreitender oder regressiver Metamorphose. Als Ursache derselben ist wenigstens in der Mehrzahl der Fälle der degenerirende Einfluss der parasitischen Lebensweise anzusehen, die eine rückschreitende Anpassung veranlasst.

---

[1] Leuckart, Zeugung, p. 945. — Ein eigentliches Saugen findet übrigens, wenigstens in den ersten Wochen des marsupialen Lebens nicht statt, sondern ein besonderer Muskel der Mutter presst die Milch aus den Zitzen in den Mund des Jungen, welches ohne die oben geschilderte Einrichtung durch den Milchstrom ersticken müsste.

[2] Hinsichtlich der beiden letzten cf. Bertkau's entomol. Jahresbericht für 1873—74. Arch. f. Ntgesch. 41. Jahrg. II, p. 222.

[3] Schmarda. II, p. 28.

H. Paedogenesis.

Bis in die neueste Zeit war man so sehr gewöhnt, die Fortpflanzungsfähigkeit als das untrügliche Zeichen der vollendeten Entwicklung anzusehen, dass man unter „reifen“ Thieren gradezu immer diejenigen verstand, welche im Stande waren, in den Dienst der Erhaltung ihrer Art zu treten. Nun ist aber mit der Zeit eine nicht geringe Zahl von Fällen bekannt geworden, in denen die Fähigkeit, sich zu vermehren, schon geraume Zeit vor morphologischer Fertigstellung des Organismus, auf einer niederen Stufe der Entwicklung desselben, eintritt. Diese Fortpflanzung vor erreichter Formvollendung hat C. E. v. Baer zuerst als Paedogenesis, Jugendbrut oder Jugendzeugung bezeichnet; ihr können wir die normalen Zeugungsvorgänge, welche, wenn auch nicht erst auf der Höhe der individuellen Entwicklung, nach Erreichung der grössten Wachsthumsvollendung, so doch nicht vor der Herausbildung der definitiven Gestalt, eintreten, nach dem Vorschlage von Seidlitz[1]) als orthogenetische entgegensetzen.

Hinsichtlich der Begrenzung des Begriffes „Paedogenesis“ herrschen erhebliche Meinungsverschiedenheiten. Manche betrachten sie nur als eine besondere Form der Parthenogenesis[2]); allein, wenn wir auch sehr gut einsehen, dass eine Parthenogenese paedogenetisch sein kann, so ist doch kein Grund vorhanden, parthenogenetisches Verhalten als ein nothwendiges Characteristicum jeder Paedogenese zu fordern; ganz abgesehen davon würde uns aber dann immer noch ein zusammenfassender Terminus für die, nach einer unzweifelhaften Befruchtung auf jugendlicher Entwicklungsstufe stattfindende Fortpflanzung fehlen. Andere weisen paedogenetische Vorgänge in das Gebiet des Generationswechsels; das würde falsch sein dann, wenn die sich fortpflanzenden jugendlichen Individuen noch einer, in ihrer eigenen Person, nicht etwa erst in ihren Nachkommen, stattfindenden Erreichung der definitiven Formvollendung entgegensehen, richtig allerdings in allen den Fällen, wo sich eine ganz bestimmte Gesetzmässigkeit hinsichtlich der Aufeinanderfolge orthogenetisch und paedogenetisch zeugender Generationen herausgebildet hat, und dem Einzelthier der letzteren eine individuelle Entwicklung nach erfolgter Zeugung nicht mehr bevorsteht. Diese letzteren Fälle schliessen auch wir von dem Gebiete der Paedogenesis aus, behalten im Uebrigen aber die v. Baer'sche Definition bei.

Schon bei Besprechung der Theilungs- und Knospungsvorgänge haben wir Beispiele von Jugendbrut auch in deren Bereiche hervorgehoben. Im Allgemeinen aber tritt sie, da blosse Unterschiede in den Dimensionen ein übles Reagens auf Alters- und Entwicklungsunterschiede darbieten, im Gebiete der monogenen Zeugungsarten nicht mit besonderer Deutlichkeit hervor. Nur da, wo die sich vermehrenden Individuen provisorische jugendliche Organe noch, oder definitive, die formvollendeten Thiere characterisirende Merkmale noch nicht besitzen[3]), ist man hinsichtlich des Vorkommens der Paedogenesis sicher orientirt.

---

[1]) Georg Seidlitz, die Parthenogenesis und ihr Verhalten zu den übrigen Zeugungsarten im Thierreiche. 1872. p. 7. [2]) so Schmarda. I, p. 126.

[3]) Wie in dem früher (p. 10) erwähnten, von R. Hertwig und Lesser beobachteten Falle von Heliocystis pellucida.

Und wenn auch bei den geschlechtlich zeugenden Thieren wegen ihrer im Allgemeinen bestimmteren Formunterschiede in den verschiedenen Lebensaltern und der Fingerzeige, welche die Entwicklung der Genitalapparate gibt, das Auftreten der Paedogenesis im Ganzen leichter zu constatiren ist, so sind doch diejenigen Fälle dieser Erscheinung auch bei ihnen am auffälligsten, die auf der unteren und mittleren Stufe einer Metamorphose auftreten, d. h. da, wo Larven zeugungsfähig sich erweisen. So hat Chun[1]) einen merkwürdigen Fall von Paedogenesis an den cydippenförmigen Larven von Eucharis multicornis beobachtet. Die Geschlechtsreife der Larve trat beim Beginn der heissen Jahreszeit ein, und es gelang Chun, die von isolirt gehaltenen, geschlechtsreifen Jugendformen abgelegten Eier zur Entwicklung zu bringen und aus diesen wiederum kleine Cydippen zu züchten, welche sich nur durch eine geringere Grösse von den, aus den Eiern der erwachsenen Eucharis erhaltenen Cydippen unterschieden. Bei den, durch regressive Metamorphose ausgezeichneten parasitischen Copepoden sind mehrfache Fälle von Jugendbrut bekannt. So gelangen bei Lernaea[2]) beide Geschlechter in cyclopsähnlicher Körperform zur Copulation, bevor das Weibchen die unbehülfliche schlauchförmige Gestalt angenommen hat. Auch fand Claus schon an sehr kleinen Weibchen von Lamproglena[3]) (aus der Familie der Dichelestiiden oder Störläuse) mit relativ geringer Entwicklung des dritten und vierten Thoracalringes, welche später durch bedeutende Anschwellung und Vergrösserung die Geigenform des Mittelkörpers veranlassen, die beiden Spermatophoren befestigt; ein Beweis, dass auch in diesem Falle Begattung und Befruchtung stattfinden, ehe noch der Körper die Form des productiven Stadiums gewonnen hat. Dass auch bei den Strepsipteren die Fortpflanzung als Paedogenese aufzufassen ist, hat v. Siebold[4]) betont. Wenn bei diesen auch ausschliesslich vollkommen entwickelte Männchen vorkommen, so bleiben doch zugleich die befruchtungsfähigen Weibchen gänzlich auf einer sehr niedrigen Stufe larvenähnlicher Entwicklung stehen. — Geschlechtsreife im Larvenzustande ist ferner bei Tritonen an mehreren Gattungen und Arten bekannt und wiederholt beobachtet worden. Viel besprochen ist namentlich der Fund, den Filippi 1861 in einem Sumpfe in der Nähe von Puneigen bei Andermatten[5]) gemacht hat. Er traf daselbst fünfzig Tritonen, von denen nur zwei den Bau des erwachsenen Wassersalamanders aufwiesen, alle übrigen ihre Kiemen noch besassen, dennoch aber in Körpergrösse und Entwicklung der Geschlechtsorgane mit reifen Thieren übereinstimmten, und zwar in beiden Geschlechtern. Ebenso sind durch Schreibers[6]) (schon 1833) und Jullien (1869) weibliche Larven von Lissotriton punctatus

---

[1]) Fall von Paedogenesis, beobachtet von Carl Chun. Mitth. a. d. zool. Stat. zu Neapel. I, 1879, p. 201.

[2]) C. Claus, neue Beiträge zur Kenntniss parasitischer Copepoden etc. Z. f. wiss. Zool. XXV, p. 353.

[3]) C. Claus, l. c. p. 358.

[4]) v. Siebold, über Paedogenesis der Strepsipteren. Z. f. wiss. Zool. XX, p. 247.

[5]) Der Fundort ist diesmal (wegen der Nachweisung der Ursachen der Paedogenesis) durchaus nicht gleichgültig. Derselbe befand sich der gewöhnlich reproducirten, irrthümlichen Angabe nach in der Nähe des Lago maggiore. Das ganze Unglück hat Duméril angerichtet, der in seiner, in weiteren Kreisen bekannter gewordenen französischen Uebersetzung des Filippi'schen Originalberichtes „Stato maggiore" für „Lago maggiore" gelesen und übersetzt hat. Vgl. v. Siebold, über die geschlechtliche Entwicklung der Urodelenlarven (mit der deutschen Uebersetzung des Filippi'schen Berichtes aus dem Archivio per la Zoologia. Genova 1861. Vol. I, p. 206—211). Z. f. wiss. Zool. XXVIII, p. 74.

[6]) Schreibers, über die Verschiedenheit des gefleckten und des schwarzen Salamanders. Isis 1833. p. 528.

Bell.[1]) bekannt geworden, die in ihren Ovarien reife, zum Ablegen fertige Eier enthielten und dieselben zum Theil auch wirklich ablegten.

Während die eben erwähnten paedogenetischen Vorkommnisse immerhin doch nur Ausnahmen bilden, die vielleicht durch locale und climatische Besonderheiten bedingt sind, gibt es unter den fast zwanzig Arten der Gattung Amblystoma Tschudi mindestens zwei, welche sich unter ihren jetzigen natürlichen Lebensbedingungen, wie es scheint, nur im Larvenzustande, in der Siredon-Form, fortpflanzen[2]). Die gewöhnliche Annahme, dass die aus Siredon mexicanus, dem Axolotl, durch Metamorphose hervorgehenden Amblystomen steril seien, erscheint einestheils durch die im Jardin des plantes zu Paris gemachte Beobachtung, nach der ein Amblystomaweibchen Eier gelegt, anderntheils durch die von Weismann und Wiedersheim berichteten „unverkennbaren Zeichen der Brunst und Trächtigkeit" an den männlichen nnd weiblichen Amblystomen, die M. v. Chauvin aus Axoloteln gezogen hat, doch einigermaassen unzuverlässig[3]). Und wenn selbst in beiden Fällen die eingeleitete Fortpflanzung resultatlos verlaufen sein sollte, so hätte man sich doch an die bekannte Thatsache zu erinnern, dass bei vielen Thieren der Einfluss der Gefangenschaft sich zuerst in einer mangelhaften Thätigkeit der Geschlechtsdrüsen, in mehr oder weniger absoluter Sterilität geltend macht[4]).

In einer besonderen Weise beachtenswerth erscheint mir das Auftreten der Paedogenese bei dem, schon gelegentlich der Besprechung der verschiedenen Arten hermaphroditischer Befruchtungsweisen zur Exemplification herangezogenen Polystomum integerrimum[5]). Im gewöhnlichen Lebensgang dieser Thiere wandert die im Wasser ausgekommene, bewimperte Larve in die Kiemenhöhle der Kaulquappen von Rana temperoria, macht hier nur eine sehr beschränkte Entwicklung durch, kriecht mit fortschreitender Rückbildung der Kiemen durch den Darm zur Harnblase des Wirthes, wo dann der Wurm für den Rest seines Lebens bleibt, zu einer stattlichen Länge auswächst, sich als Wechselzwitter fortpflanzt etc. Sehr merkwürdig ist der, von dem geschilderten in sehr wesentlichen Puncten abweichende Gang der Entwicklung für solche Polystomenlarven, welche Gelegenheit finden, in noch ganz junge Kaulquappen einzuwandern. Alsdann ist die Entwicklung eine ganz rapide; schon nach wenigen Wochen, während das Thier innerlich wie äusserlich weit davon entfernt ist, die Merkmale der geschlechtsreif werdenden Harnblasenpolystomen zu zeigen, beginnt die Eierproduction. Wegen des

---

[1]) A. Weismann, über die Umwandlung des mexicanischen Axolotl in ein Amblystoma. Z. f. wiss. Zool. XXV. Supplem. p. 317. [2]) A. Weismann, l. c. p. 305—306.

[3]) Weismann u. Wiedersheim, Mitth. a. d. zool. u. anat. Inst. d. Univ. Freiburg i. Br. Zoolog. Anzeiger 1878. p. 7. — Trotz der von ihnen selbst angeführten obigen Gründe gegen die Sterilität des Amblystoma halten die Autoren doch an dem Glauben an deren Thatsächlichkeit fest.

[4]) Weismann, zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Z. f. wiss. Zool. XXVIII, p. 154. — Hier theilt W. interessante Beobachtungen, an Sida gemacht, mit. Bei diesem kleinen Kruster konnte er direct beobachten, wie in Folge ungenügender Ernährung in der Gefangenschaft die im Eierstock befindlichen Keimgruppen, eine nach der anderen, zerfallen, wie der nahrungsreiche Inhalt der Fortpflanzungsorgane sich zuerst auflöst, um das Leben des Individuums zu erhalten und über die kritische Periode ungeeigneter Lebensbedingungen hinwegzubringen.

[5]) E. Zeller, weiterer Beitrag zur Kenntniss der Polystomen. Z. f. wiss. Zool. XXVII, p. 268—271.

Mangels weiblicher Begattungsorgane findet innere Selbstbefruchtung statt[6]); wegen des fehlenden Eileiters bildet sich zu einer Zeit immer nur ein Ei aus (sonst 1500 bis 3000). Dieses aber ist in keiner Weise von dem der Harnblasenpolystomen verschieden, entwickelt sich wie dieses, und die Nachkommen der Kiemenhöhlenpolystomen machen der Regel nach ihre gewöhnliche Metamorphose durch; und während diese, ohne eine Wanderung anzutreten, schon absterben, noch bevor die Rückbildung der Kiemen der Kaulquappen sich vollzieht, leben jene in der Harnblase ihrer Wirthe so lange, wie diese selbst, also etwa fünf bis sechs Jahre.

Es erscheint nun der ganze Verlauf, den die Entwicklung der Kiemenhöhlenpolystomen nimmt, von einem doppelten Gesichtspuncte aus von einem hervorragenden Interesse. Zunächst liegt hier klarer, als in vielen anderen Fällen, eine von den Hauptursachen vor Augen, die zu der Entstehung der Paedogenesis führen können. Es ist dies die, den jungen Larven dadurch ganz ausserordentlich erleichterte Nahrungsaufnahme, dass die Kiemen der ganz jugendlichen Kaulquappen in ungleich höherem Grade, als die der bereits weiter entwickelten, blutdurchlässig sind, wenn in Folge des Saugens der parasitischen Polystomen ein Druck von innen nach aussen in den, die Kiemenblättchen durchziehenden Blutgefässen entsteht. In Folge dieses Ueberflusses von Nahrung wachsen einestheils die Polystomenlarven sehr schnell und produciren neben den Ausgaben für ihr Wachsthum auch noch überschüssiges Bildungsmaterial zur Herbeiführung der Fortpflanzung auf einem noch ungewöhnlich jugendlichen Stadium der Entwicklung; man bedenke nur, dass die Harnblasenpolystomen erst im Alter von etwa drei Jahren fortpflanzungsfähig werden. Anderentheils aber wird es uns leicht, an diesem Beispiel zu erkennen, wie gelegentlich die paedogenetischen Vorgänge zur Entstehung zusammengesetzter Fortpflanzungscyclen Veranlassung geben können. Denn wenn der hier beschriebene Entwicklungsmodus sich zu einem, in regelmässigen Intervallen sich wiederholenden ausbilden sollte oder könnte, wenn also die Jungen, wie hier die Kiemenhöhlenpolystomen, die definitive Formvollendung ihrer Art nicht direct, sondern erst in ihren Kindern erreichen könnten, so würde man den ganzen Vorgang besser nicht als Paedogenesis, sondern als eine Art Generationswechsel characterisiren, wie weiterhin noch genauer dargethan werden wird.

J. Parthenogenesis und ihre Arten.

In noch ungleich höherem Maasse als die Entdeckung der Paedogenesis stand die der parthenogenetischen Vorgänge mit den hergebrachten und für unerschütterlich gehaltenen Vorstellungen und Normen im directesten Widerspruche; denn jene zeigte uns nur, dass das bis dahin untrüglichste Merkmal der individuellen Reife, die Fortpflanzungsfähigkeit, keineswegs so eng an die morphologische Ausgestaltung des Thieres gebunden sei, diese aber brachte das so viele Jahrhunderte über jede Anfechtung erhaben gewesene Dogma von der Nothwendigkeit der Befruchtung des thierischen Eies zu Falle, indem durch sie bewiesen wurde, dass ähnlich wie die Keimzelle, auch das Ei unter gewissen Umständen spontan entwicklungsfähig sei. Während Paedogenesis, wie oben gezeigt worden ist, in allen Zeugungskreisen

---

[6]) siehe oben p. 52.

sich einstellen kann, ist die Parthenogenesis, d. h. die Entwicklung neuer Individuen aus unbefruchteten, von einem geschlechtsreifen Weibchen herstammenden Eiern, auf den Bereich zu amphigener Zeugung beanlagter Thiere beschränkt und tritt hier in Gegensatz zur Gynaekogenesis, d. h. zur Fortpflanzung getrenntgeschlechtlicher Thiere nach stattgefundener Einwirkung der beiderlei Zeugungsstoffe auf einander.

Dass die ersten Schritte für die Embryonalentwicklung, z. B. die Dotterfurchung, nicht selten auch in unbefruchteten Eiern stattfinden, ist ja schon lange bekannt[1]; diese Schritte führen eben verschieden weit, hie und da bis zur Parthenogenesis, d. h. bis zum vollständigen Abschluss der Embryonalentwicklung[2]. — Bereits bis gegen die Mitte des vorigen Jahrhunderts reichen die Beobachtungen zurück, welche auf eine Annahme der Lehre von der parthenogenetischen Zeugung hätten hindrängen sollen. So beobachtete Castellet in wiederholten Fällen, dass unbefruchtete Weibchen von Bombyx mori entwicklungsfähige Eier lieferten; Schäffer[3] berichtete nach genauen Nachforschungen über die männerlose Zeugung seitens gewisser Crustaceen (Daphnia, Apus cancriformis und productus); auch wurden wiederholt parthenogenetische Vorgänge an verschiedenen Schmetterlingen gesehen. In neuester Zeit stellte Dzierzon (1842) die Hypothese einer jungfräulichen Zeugung der Drohnen auf; trotz allen, von wissenschaftlicher Seite erhobenen Widerspruches mehrten sich die auf jungfräuliche Zeugung bezüglichen Angaben, so dass sich endlich v. Siebold, ursprünglich ein Gegner der Parthenogenesis, veranlasst sah, auf Grund sorgfältiger Versuchsreihen der Streitfrage näher zu treten. Mit welchem Erfolge dies geschah, erhellt am besten daraus, dass wir in ihm (und demnächst in Leuckart) den Begründer einer wissenschaftlichen, durch systematisch angestellte mühselige Untersuchungen erworbenen Kenntniss der Parthenogenesis verehren[4], sowie von ihm auch dieser Terminus in den wissenschaftlichen Gebrauch eingeführt worden ist. Mittlerweile ist eine Fülle höchst interessanten Beobachtungsmaterials zur Kenntniss gelangt. Wichtiger aber, als eine blosse Vermehrung der Fälle, die eine ohnedies schon unzweifelhaft feststehende Erscheinung bestätigen oder vielleicht die Grenzen erweitern, innerhalb deren sie auftritt, ist die als Ergebniss so vieler und emsiger Arbeiten zu verzeichnende Thatsache, dass sich uns bereits gewisse durchgreifende Grundgesetze in dem Verlaufe der jungfräulichen Zeugung enthüllt haben.

Dieselbe tritt zunächst bisweilen regellos, in Abhängigkeit von zufälligen Umständen, wie z. B. des Mangels an Männchen zu der Zeit, da die Eier abgelegt werden sollen, ein und wird dann als „exceptionelle Parthenogenesis“ bezeichnet. Sie scheint namentlich im

---

[1]) Leuckart, Zeugung. p. 958. [2]) Leuckart, zur Kenntniss des Generationswechsels etc. p. 108.

[3]) Schäffer, der krebsartige Kiefenfuss mit der kurzen und langen Schwanzklappe. Regensburg 1756. p. 115 (nur Weibchen gefunden).

[4]) Die wichtigsten hier in Betracht kommenden Schriften beider, auf welche in der Folge wiederholt Bezug genommen werden wird, sind folgende:

v. Siebold, wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen. 1856 (im Anschlusse an seine Mittheilungen auf der 28. Versammlung der deutschen Naturforscher und Aerzte zu Gotha).

R. Leuckart, zur Kenntniss des Generationswechsels und der Parthenogenesis bei den Insecten. 1858.

v. Siebold, Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden. 1871.

Bereiche der Lepidopteren keine seltene Erscheinung zu sein; Gerstäcker[1]) giebt sie als bei fünfzehn Species vorkommend an. Bei Bombyx mori steigert sich das Interesse, das dieser Fall schon aus historischen Gründen besitzt, dadurch, dass er einen Uebergang zum constanten Vorkommen der Jungfernzeugung bildet; „die Eigenschaft der unbefruchteten Seidenspinner, entwicklungsfähige Eier abzusetzen, ist nämlich in Südfrankreich als etwas so Häufiges bekannt, dass diese Eigenschaft von den Seidenzüchtern sogar fortwährend practisch benutzt und die Spinnerweibchen nur alle zwei Jahre zur Begattung zugelassen werden“[2]).

Während die mitgetheilten Fälle dem bestbekannten Verbreitungsgebiet der Jungfernzeugung angehören, sind ganz neuerdings einige noch nicht ganz zweifellose Fälle bekannt gemacht worden, welche Gruppen ausserhalb des Arthropodentypus betreffen. So haben von der Zeit des Auskriechens an bis zur Geschlechtsreife isolirt gehaltene Individuen von Clepsine[3]) Eier producirt, welche sich in der normalen Weise entwickelten. Und Greeff hat in einer vorläufigen Notiz mitgetheilt, dass die Eier der Seesterne, wenn sie in Meerwasser gebracht werden, auf parthenogenetischem Wege sich entwickeln, und er aus unbefruchteten Eiern normale Gastrulalarven erhalten habe[4]). Von Bedeutung ist dabei namentlich seine Angabe, dass die erste Furchung bei befruchteten Eiern nach 1 bis 2 Stunden, bei unbefruchteten aber erst nach 10 bis 12 Stunden erfolge.

Tritt im Freileben einer Art, ohne dass besondere Hemmungen, wie locale Abschliessung, zufällige Abwesenheit von Männchen u. dgl., im Spiele sind, constant parthenogenetische Zeugung ausschliesslich oder gelegentlich mit gynaekogenetischer untermischt auf, so haben wir es mit regelmässiger Jungfernbrut zu thun. Untersucht man die solchergestalt erzeugten Individuen auf ihr Geschlecht, so liegen drei Möglichkeiten vor.

Erstens, wir finden in jeder Generation sowohl Männchen als Weibchen, oder doch nach mehreren rein weiblichen Generationen wieder eine zweigeschlechtige; in beiden Fällen findet gemischte Parthenogenesis statt. Im ersten Falle pflegen verschiedene Eigenthümlichkeiten die Rückkehr in die regelmässige Gynaekogenesis zu verhindern; entweder die Männchen gelangen nicht zur vollständigen Entwicklung, oder die Weibchen entbehren eines Begattungsorganes[5]). Beides gleichzeitig findet bei Ichthyonema globiceps und vielleicht auch

---

1) Gerstäcker's Bearbeitung der Arthropoden in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreiches. Bd. V, p. 166 [bei Sphinx ligustri, Smerinthus populi und ocellatus, Euprepia caja, Saturnia Polyphemus, Gastropacha pini, quercifolia, potatoria und quercus, Liparis dispar und ochropoda, Orgyia pudibunda, Psyche apiformis, Bombyx mori]. Dagegen gehört die, von Gerstäcker hierher gerechnete Parthenogenesis von Nematus ventricosus zu der später zu besprechenden Gruppe der arrenotokischen Jungfernbrut, vergl. v. Siebold, Beiträge etc. p. 108. 2) v. Siebold, Beiträge etc. p. 234.

3) C. O. Whitman, Ueber die Embryologie von Clepsine. Zool. Anz. 1878. p. 3. — Obwohl die Hirudineen Wechselzwitter sind, so ist der vorliegende Fall, wenn auch wahrscheinlich parthenogenetisch, doch nicht ganz zweifellos, da in Folge des Hermaphroditismus Selbstbefruchtung stattgefunden haben könnte (der alte Einwand gegen Parthenogenesis!).

4) O. Hertwig hat zwar bei seinen Versuchen die Angaben Greeff's nicht bestätigt gefunden, hält aber die Frage noch nicht für erledigt. Vergl. O. Hertwig, Beiträge etc. Morph. Jahrb. IV. 1878. p. 167—168. — Desgl. Selenka, zool. Stud. I. 1878. p. 4.

5) Der Fall von Ascaris nigrovenosa, hier gewöhnlich (z. B. Seidlitz, Parth. p. 16) angeführt, ist kein Fall reiner Parthenogenesis, sondern von Heterogonie, wie weiter noch gezeigt werden wird.

bei Filaria medinensis statt; bei ersterem sind die Männchen haardünn und pygmäenhaft, bei letzterer sind sie vielleicht ebenso beschaffen oder fehlen ganz; ausserdem entbehren bei beiden junge wie alte Weibchen einer Geschlechtsöffnung, so dass keine Begattung stattfinden kann, ja die Eier durch Platzen der Mutter in Freiheit gesetzt werden[1]. — Die andere Art der gemischten Parthenogenesis aber hat zur Folge, dass auf mehrere parthenogenetisch erzeugte Generationen allemal wieder eine gynaekogenetische folgt. Wir haben es alsdann nicht mehr mit reiner Jungfernzeugung zu thun, sondern mit einem, dem Generationswechsel verwandten Fortpflanzungscyclus (Heterogonie), der an einem späteren Orte zu berücksichtigen ist.

Wenn, zweitens, aus den unbefruchtet sich entwickelnden Eiern nur Weibchen, niemals aber auch Männchen hervorgehen, so kommt der betreffenden Species diejenige Form der Parthenogenesis zu, welche von Th. v. Siebold als „Thelytokie"[2] bezeichnet worden ist. Dieser Zeugungsmodus, indem er nur die Zahl der Weibchen einer Art vermehrt, lässt das etwaige Vorkommen von Männchen in derselben unaufgehellt; in der That entstehen die letzteren nur auf gynaekogenetischem Wege in der Art, dass alsdann neben den, ausschliesslich aus Jungfrauen bestehenden Colonien auch solche mit Männchen existiren, in denen natürlich, soweit die meist sehr geringe Zahl der letzteren zur Befruchtung ihrer viel zahlreicheren Genossinnen ausreicht, auch gynaekogenetische Zeugung stattfindet. Durch die Befruchtung werden alsdann, wie man annehmen darf, die parthenogenetisch nur weiblich sich entwickelnden Eier derart beeinflusst, dass aus ihnen nur männliche Individuen entstehen[3]. Für diese Art der Thelytokie haben wir vor allen Dingen die berühmten Beispiele aus der Familie der Phyllopoden, nämlich Apus cancriformis und productus, anzuführen. Wie unverhältnissmässig selten bei diesen die zweigeschlechtlichen Gesellschaften, und wie wenig zahlreich wiederum in diesen die Männchen vorkommen, erkennt man am besten daraus, dass, obwohl seit der Veröffentlichung der Schäffer'schen Monographie diese merkwürdigen Thiere oft Gegenstand eingehender Untersuchungen von Seiten gewissenhafter Forscher, wie Pallas, Schultze, Berthold u. A., gewesen sind, doch die Männchen erst 1857 entdeckt wurden[4]. Die Lebensweise dieser Apusarten, die gewöhnlich in Wassertümpeln vorkommen, die jedes Abflusses entbehren und durch partielles Austrocknen leicht in mehrere Einzelpfützen zerfallen, erklärt uns zugleich, wie denn aus einer grösseren, sparsam Männchen enthaltenden Colonie kleinere, männerlose entstehen können[5]. Gewöhnlich[6] wird mit der Vermehrungsweise der Apusarten die der Artemia salina gleichgestellt, und in der That sind die Männchen dieser Species so selten, dass sie an manchen Orten[7] ganz zu fehlen scheinen. Indessen

---

1) R. v. Willemoes-Suhm, über die Beziehungen der Filaria medinensis zu Ichthyonema globiceps. Z. f. wiss. Zool. XXIV, p. 161—163.

2) v. Siebold, Beiträge etc. p. 225. 3) ebenda p. 196.

4) Durch Kozubowski; siehe seine Schrift: Ueber den männlichen Apus cancriformis, ein an die Versammlung der deutschen Naturforscher gerichtetes Sendschreiben. Wiegmann's Arch. 1857. Bd. I, p. 312. — Hinsichtlich der Seltenheit der Männchen vergl. die tabellarische Uebersicht der Zahlenverhältnisse der männlichen und weiblichen Individuen bei 21 Apus-Generationen, bei v. Siebold, Beiträge etc. p. 174—175.

5) Seidlitz, Parth. p. 20. 6) So auch bei v. Siebold, Beiträge etc. p. 197—210.

7) Vergl. die Beobachtungen Joly's, die Salzteiche von Marignane bei Marseille betreffend.

weisen neuere Beobachtungen[1]), auf die weiterhin noch einzugehen ist, darauf hin, dass bei diesem Branchipoden eine Art von Heterogonie vorkommt, die der in der Familie der Daphnoiden verbreiteten ähnlich ist. — Wohl aber findet sich die, den Apusarten zukommende Modification der Thelytokie bei einigen Schmetterlingen, nämlich bei Cochlophora Helix, Solenobia triquetrella und S. lichenella, auch bei Oitekus Kirbyi Guild[2]) (einem argentinischen Sackträger), sowie bei einigen Schildläusen, z. B. Aspidiotus Nerii, zwei weiteren Aspidiotusarten von Chamaerops humilis und Aucuba japonica, Lecamium hesperidum und zwei Lecamien von der Myrthe und der Baumwolle[3]). Bei allen diesen sind die Männchen, resp. die zweigeschlechtlichen Colonien, erst nach langen, speciell auf diesen Punct gerichteten Nachforschungen gefunden worden, so von den Solenobien erst 1858 durch O. Hofmann, von Cochlophora Helix erst 1866 durch C. Claus[4]) etc. – Hinsichtlich des Verhaltens der Solenobienweibchen erscheint es höchst auffallend, dass diejenigen der zweigeschlechtlichen Colonien nicht im Stande sein sollen, parthenogenetisch Eier zu legen, wogegen die parthenogenetische Generation zur Begattung bereit ist, ohne nach dem Stattfinden derselben in der thelytokischen Fortpflanzung behindert zu sein[5]). — Dass die thelytokische Zeugung allmählich männerlose Thierspecies zu Stande zu bringen vermag, ist unschwer zu verstehen; die stete Zunahme der jungfräulichen Generationen und die selbst für ziemlich mitgliederreiche zweigeschlechtliche Gesellschaften naheliegende Gefahr, durch das Aussterben ihrer wenig zahlreichen Männchen zu ausschliesslich weiblichen zu werden[6]), kann endlich zum gänzlichen Untergang der Männchen und zur Ausbildung der höchsten Stufe thelytokischer Parthenogenesis führen. Diese würde einer Anzahl von Gallwespen (ca. 30 spec. Cynips, einer Apophyllusart und 2 Neuroterusarten), deren parthenogenetisches Verhalten namentlich von Hartig[7]) studirt und durch Züchtung constatirt worden ist, ferner der Familie der Philodinäen unter den Rotatorien und unter den phyllopoden Crustaceen Limnadia Hermanni wenigstens so lange zugeschrieben werden müssen, bis Männchen dieser Thiere bekannt werden.

Endlich, drittens, können die aus unbefruchteten Eiern entstehenden Individuen ausschliesslich männliche sein, während die Weibchen nur aus befruchteten Eiern hervorgehen können. In diesem Falle haben die Eierstockseier von Hause aus die Tendenz, sich männlich zu entwickeln; diese Entwicklung tritt auch wirklich ein, wenn die Befruchtung ausbleibt; durch den Einfluss des Sperma aber wird die Entwicklungsrichtung der Eier

---

1) Namentlich die von W. J. Schmankewitsch, über das Verhältniss der Artemia salina Miln. Edw. zur Artemia Milhausenii Miln. Edw. und dem Genus Branchipus Schaeff Z. f. wiss. Zool. Bd. XXV. Supplem. p. 110—112.

2) C. Berg, Stettin. Entom. Zeitschr. XXXV, p. 230 ff.; besprochen auch in Bertkau's entom. J.-B. für 1873—1874. Arch. f. Ntgsch. 41. Jahrg. Bd. II, p. 256—257.

3) Leuckart, zur Kenntniss d. Gener. u. d. Parth. p. 36.

4) C. Claus, über das Männchen von Psyche Helix nebst Bemerkungen über die Parthenogenesis der Psychiden. Z. f. wiss. Zool. Bd. XVII, p. 470.

5) v. Siebold, Beiträge etc. p. 149.

6) Wie leicht kann z. B. eine solche Apus-Generation, wie die No. XIX (v. Siebold, Beitr. p. 174—175), welche auf 992 Weibchen nur 7 Männchen enthielt, männerlos werden!

7) Th. Hartig, über die Familie der Gallwespen. Germar's Z. f Entomol. II, III, IV. 1840. 41. 43.

derart verändert, dass weibliche Individuen aus ihnen ausschlüpfen[1]. Leuckart[2] hat für diese männerliefernde Parthenogenesis den Namen „Arrenotokie" eingeführt. Dieselbe scheint auf den ersten Blick nur in einer Umkehrung aller durch die Besprechung der Thelytokie uns bekannt gewordenen Verhältnisse zu bestehen. Indessen ist der Unterschied ein viel tiefer greifender. Während diese Generation auf Generation sich wiederholen und sogar die ausschliessliche Fortpflanzungsform einer Art sein kann, ist, wie auf der Hand liegt, eine Wiederholung der Arrenotokie in derselben Generationsfolge unmöglich. Neben derselben muss beständig gynaekogenetische Erzeugung von weiblichen Thieren einher gehen. „Kein Geschlecht kann ohne Zwischenkunft des anderen seinesgleichen erzeugen. Jedes Individuum hat einen Erzeuger, der anders entstand, als es selbst. Jedes Weibchen hat einen durch Parthenogenesis entstandenen Vater, jedes Männchen eine zweigeschlechtlich gezeugte Mutter".[3] — Wiewohl die Arrenotokie bis jetzt nur bei den Hymenopteren beobachtet ist und somit bislang auf ein verhältnissmässig enges Gebiet beschränkt erscheint, zeigt sie in den mit ihr verbundenen Erscheinungen doch sehr wesentliche Verschiedenheiten. Bei der Honigbiene findet sich bekanntlich in jeder Familie (Colonie, Stock) nur ein einziges befruchtungsfähiges Weibchen, die Königin, welche während einer einmaligen Begattung den ganzen Vorrath von Sperma in ihr Receptaculum seminis aufnimmt, der während ihrer ganzen Legethätigkeit (also unter Umständen drei bis fünf Jahre lang) zur Befruchtung der Eier im Eileiter verwendet werden soll, und zwar ganz nach Willkür, so dass, wiewohl nach dem Hochzeitsfluge durchaus keine Parthenos, die Königin bald parthenogenetische, bald gynaekogenetische Eier zu legen vermag. Ist eine Königin, vielleicht indem man sie am Hochzeitsfluge verhinderte, nicht rechtzeitig, d. h. ehe die Eierstockseier zur Ablage gelangen, oder auch erfolglos begattet worden, so legt sie zeitlebens nur parthenogenetische Eier, da sie nach der Ablage des ersten Eies nicht mehr den Stock verlässt, und die Begattung nur im Freien erfolgt. Sie erweist sich dann als „primär drohnenbrütig". Secundäre Drohnenbrütigkeit (oder secundäre Arrenotokie) entsteht dagegen namentlich bei sehr fruchtbaren Königinnen dadurch, dass die Menge des im Receptaculum seminis vorhandenen Samens allmählich erschöpft wird[4]. Die gewöhnlich als geschlechtslos bezeichneten Arbeiterinnen sind begattungsunfähige Jungfrauen, die nur in den Zeiten grosser socialer Noth, bei plötzlichem Tode der Königin u. s. w., das Geschäft des Eierlegens übernehmen und durch eine reichlich entstehende männliche Generation den Untergang des Stockes herbeiführen. — Wohl aber betheiligen sich bei einer nicht unbeträchtlichen Zahl anderweitiger Hymenopterenarten regelmässig die Jungfrauen arrenotokisch an der Vermehrung der Familie. Bei den gesellig lebenden unter ihnen sind Weibchen, die im befruchteten Zustande überwinterten, im nächsten Frühjahre Gründerinnen neuer Colonien, in denen sich zunächst aus den von ihnen abgelegten Eiern nur Weibchen entwickeln. Die älteren unter diesen Jungfrauen greifen dann in sehr

---

1) v. Siebold, Beitr. p. 101.   2) Leuckart, zur Kenntniss etc. p. 52.

3) Seidlitz, Parth. p. 26.

4) Siehe über primäre und secundäre Drohnenbrütigkeit und die Beweise für die Richtigkeit der, über ihre Ursachen gegenwärtig aufgestellten Lehren Leuckart, Generat. und Parth. p. 52 u. f. Dass Dzierzon schon 1842 die Eier, aus denen sich Drohnen entwickeln, für unbefruchtet erklärt hatte, ist bereits oben einmal erwähnt worden.

wesentlicher Weise in das Fortpflanzungsgeschäft ein, indem sie auf parthenogenetischem Wege die nöthigen Männer für ihre jüngeren Schwestern liefern[1]. Auf Grund ausgedehnter und mit grosser Geduld und Ausdauer ausgeführter Beobachtungen hat uns v. Siebold dieses Familienleben namentlich bei Polistes gallica[2]) geschildert. Ganz ähnlich wie bei dieser tritt Arrenotokie auch bei Vespa holsatica[3]), bei V. germanica[4]), bei V. britannica[5]), V. crabro und bei Ameisen[6]) und wahrscheinlich bei allen Bombusarten auf. Bei allen diesen sind die durch Arrenotokie sich fortpflanzenden Jungfrauen, wenigstens die älteren und in Folge mangelhafterer Ernährung kleineren, ebenso wie die Bienenarbeiterinnen, begattungsunfähig. Dagegen sind bei Nematus ventricosus[7]), einer einzeln lebenden Blattwespe, sämmtliche Weibchen zur Begattung geschickt, legen aber auch unbefruchtet ihre Eier ab und produciren so eine ausschliesslich männliche Brut, während sie selbst auf gynaekogenetischem Wege entstanden sind. Auch Nematus pavidus pflanzt sich nach Brischke in ähnlicher Weise durch Parthenogenesis fort[8]).

---

¹) Seidlitz, Parth. p. 28.

²) v. Siebold, über die Parthenogenesis der Polistes gallica. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XX. 1870. p. 236—242. Später ausführlicher in seinen Beitr. p. 1—101.

³) v. Siebold, Beitr. p. 102—105. ⁴) Leuckart, zur Kenntniss etc. p. 103.

⁵) Nach Ormerod, v. Siebold, Beitr. p. 104—105.

⁶) Leuckart, zur Kenntniss etc. p. 33, 100, 101.

⁷) Die Parthenogenesis dieser Blattwespe ist entdeckt worden durch H. F. Kessler (Lebensgeschichte von Ceutorhynchus sulcicollis und Nematus ventricosus 1866. p. 60. — vergl. auch v. Siebold, Beitr. p. 106.

⁸) Bertkau, entom. J.-B. für 1873—74. Arch. f. Ntgsch. 41. Jahrg. II, p. 200.

IV.

Der Generationswechsel im weiteren Sinne.

Gelegentlich unserer Untersuchungen sind uns bereits Fälle vorgekommen, in denen bei einem und demselben Individuum verschiedene Vermehrungsweisen stattfinden, so öfters Theilung und Knospung, oder Knospung und geschlechtliche Entwicklung, oder Knospung und Conjugation, oder Conjugation und Sporenbildung, oder Zygose und geschlechtliche Fortpflanzung, oder parthenogenetische und gynaekogenetische, oder paedogenetische und orthogenetische Zeugung etc. Wir haben ferner gesehen, wie die Fähigkeit eines Thieres, eine Metamorphose durchzumachen, dasselbe in den Stand setzt, im Verlaufe seines Lebens in den heterogensten Gestalten und unter den abweichendsten Existenzbedingungen zu erscheinen. Vermöge des Dimorphismus und Polymorphismus können gleichaltrige Individuen einer und derselben Art hinsichtlich ihrer morphologischen Entwicklung und ihrer physiologischen Betheiligung am Leben der Art weit auseinandergehen. Aber als ob die Fülle der Erscheinungen und der Reichthum der Formen, die solchergestalt im Thierreiche uns entgegentreten, noch nicht für die Erhaltung der Arten ausreichten, werden die von uns bisher besprochenen Fortpflanzungsarten noch in ganz anderer und viel erstaunlicherer Weise combinirt und bisweilen höchst befremdliche, oft fast unbegreifliche Entwicklungsgänge zusammengesetzt. Während nämlich in allen den oben angeführten Fällen jedesmal Eine Generation alle Besonderheiten der Lebensgeschichte der Art erkennen lässt, setzt sich diese bei manchen Thieren aus dem Lebensgange zweier oder mehrerer, in grader Linie von einander abstammenden Generationen zusammen. Diese Verknüpfung von zweien oder mehreren, in Bezug auf ihre Organisation oft auffallend von einander verschiedenen Generationen zu einem Zeugungskreise nennen wir ganz allgemein Generationswechsel.

Die ersten, diesem unterzuordnenden Erscheinungen sind erst 1819 durch Chamisso[1]) an den Salpen beobachtet worden; zehn Jahre später fand M. Sars eine merkwürdige, von ihm Strobila genannte Polypenform und sprach, nachdem er 1835 und 1837 den Zusammenhang dieser sowohl mit einer anderen (Scyphistoma genannten), als mit den, von ersterer sich ablösenden Medusen entdeckt hatte, es 1841 direct aus, dass die Entwicklung dieser Thiere darin mit der von A. v. Chamisso bei den Salpen entdeckten übereinkomme, dass

[1]) Adalbertus de Chamisso, De animalibus quibusdam e classe vermium Linnaeana. Fasc. primus, de Salpa. 1819.

nicht die Larve, sondern deren Brut, nicht das Individuum, sondern die Gattung sich metamorphosire[1]. Die Aufmerksamkeit weiterer Kreise wandte sich aber diesem Zeugungsmodus erst seit dem Jahre 1842 zu, in welchem Steenstrup[2] die bis dahin bekannt gewordenen Fälle ähnlicher Entwicklungsweise mit den, von ihm bei Trematoden aufgefundenen verglich, den ihnen zu Grunde liegenden gesetzlichen Verlauf darlegte und als „Generationswechsel" in dem von ihm begrenzten Sinne bezeichnete. Obwohl somit seit der Einbürgerung dieses Terminus kaum ein Menschenalter verstrichen ist, so hat sich doch während dieser Zeit in Folge zahlreicher Entdeckungen unsere Kenntniss des Verbreitungsbezirkes des Generationswechsels ganz beträchtlich erweitert und zugleich die durch denselben bedingte Entwicklung als so überaus mannigfaltig herausgestellt, dass es weniger wichtig erscheint, auf die feineren Details der einzelnen Modificationen desselben einzugehen, als vielmehr zu versuchen, nach allgemeinen durchgreifenden Gesichtspuncten eine klare Uebersicht über dieses verwickelte, ja zum Theil verworrene Gebiet zu gewinnen.

A. Der Generationswechsel im engeren Sinne oder die Metagenesis.

Wenn das Wesen des Generationswechsels im weiteren Sinne darin besteht, dass sich in die Entwicklung vom Embryo bis zur definitiven, geschlechtlich zeugenden Form eine oder mehrere Vermehrungen auf niederen Entwicklungsstufen einschieben, so erscheint für die so abgegrenzten Zwischengenerationen der Unterschied monogener und amphigener Zeugungsarten wichtig genug, um auf denselben eine Theilung der, dem Gebiete des Generationswechsels angehörigen Vorgänge zu gründen.

Das regelmässige ein- oder mehrmalige Auftreten monogener Zeugungsarten zwischen je zwei gynaekogenetischen Fortpflanzungsvorgängen macht den Character des Generationswechsels im engeren Sinne aus, den wir als „Metagenesis" bezeichnen wollen, wiewohl dieser 1849 von Owen eingeführte Name ursprünglich gleichbedeutend mit dem Steenstrup'schen „Generationswechsel" ist. — In allen Fällen ächter Metagenesis bestehen die Zwischengenerationen aus sogenannten „Ammen" (Altrices)[3], d. h. Nachkommen der Geschlechtsthiere, welche zeitlebens auf einer, von der elterlichen verschiedenen Bildungsstufe stehen bleiben, sich ungeschlechtlich, namentlich durch Knospung oder Keimbildung, fortpflanzen und von der individuellen Weiterentwicklung ausgeschlossen sind, so dass die definitive Speciesform erst in ihren Kindern oder Enkeln wieder erreicht wird. Haben aber die Zwischenglieder die Fähigkeit der Formvollendung der Species, so erscheinen sie als paedogenetisch und monogen sich vermehrende Larven und der ganze Zeugungskreis nur als eine unächte Metagenesis (Metagenesis spuria s. Pseudometagenesis). — Der Schluss liegt somit nahe, dass die Ammenzeugung oder Trophogenesis aus regelmässig alternirender monogener Paedogenesis dadurch entstanden ist, dass die sprossende oder sporenbildende Larvenform die Fähigkeit der Metamorphose eingebüsst hat und zur Amme geworden ist.

---

[1] J. Victor Carus, Geschichte der Zoologie bis auf Joh. Müller und Charles Darwin. 1872. p. 643—644.
[2] Joh. Japetus Steenstrup, über den Generationswechsel der Thiere. Uebersetzt von Lorenzen. 1842.
[3] So von Steenstrup benannt, vergl. l. c. p. 17.

Für den Fall, dass die geschlechtlich gezeugte Amme durch ungeschlechtliche Vermehrung noch eine zweite, monogen sich fortpflanzende Ammengeneration hervorbringt, welche erst in ihren Nachkommen wieder zu den Geschlechtsthieren zurückführt, bezeichnen wir die Generationen im Kreislaufe der Speciesentwicklung als: Geschlechtsthier, Grossamme (abaltrix[1])), Amme, Geschlechtsthier. Die Formenmannigfaltigkeit wird auch hier noch wesentlich dadurch vermehrt, dass in keiner dieser Generationen eine Metamorphose ausgeschlossen ist, dieselbe vielmehr sehr wohl an Stelle der directen Entwicklung, ja, unter Umständen neben dieser auftritt, sowie auch unter den Geschlechtsthieren sexueller Dimorphismus sich in höherem oder niederem Grade bemerklich machen kann. Die Art und Weise, wie die einzelnen Formen des Entwicklungskreises einer Art sich nach Körpergrösse, Besonderheiten der Gestalt, Lebensweise und Lebensdauer geltend machen, ist, wie nicht anders zu erwarten, höchst verschieden; bald erscheint die Amme als die Hauptperson, bald das Geschlechtsthier. So treten bei den Acalephen die Geschlechtsthiere am selbstständigsten und auffallendsten hervor, während die Ammengeneration nach Grösse und Lebensdauer sehr reducirt ist. Umgekehrt kommt bei Velella die individuelle Selbstständigkeit des Polypenstockes zur vollen Geltung, während die medusoiden Knospen sich nur selten zu Scheibenquallen ausbilden und loslösen[2]).

Wie bei freilebenden Thieren im Verlaufe der von ihnen zurückgelegten Metagenesis Ammen und Geschlechtsthiere keineswegs immer eine ähnliche Lebensweise führen, bisweilen nicht einmal das Medium gemeinsam haben, so können auch parasitische Formen ihren ganzen metagenetischen Entwicklungsgang in oder auf einem einzigen Wirthe durchlaufen, oder ihre Metagenesis ist mit Nothwendigkeit an einen bestimmten Wechsel des Wirthes gebunden; im ersten Falle nennen wir sie autöcische, im zweiten heteröcische Parasiten[3]).

Wenn wir soeben die Richtungen, nach denen metagenetische Vorgänge sich verschieden gestalten können, im Allgemeinen betrachtet haben, so mögen nun wenigstens einige Beispiele zur Illustration dieser so mannigfaltigen Verhältnisse dienen.

Eine Metagenesis spuria wird man gewissen Oligochaeten zuschreiben müssen, z. B. Chaetogaster limnaei und diaphanus, sowie auch Stylaria proboscidea[4]). Durch eine Art von terminaler Knospung (Einschiebung neuer Leibesringe zwischen dem letzten und vorletzten Segmente) werden die Einzelthiere zu Ketten, deren Glieder in bestimmter Reihenfolge sich vermehren und regelmässig ablösen, um alsbald neue Knospen zu erzeugen. Erst im zweiten Jahre werden die Stammindividuen geschlechtsreif und vermehren sich geschlechtlich, bis nach vollständiger Reife der Eier der Tod eintritt. — Ganz ähnlich erhält auch bei Autolytus prolifer das knospende Mutterthier später auch noch Geschlechtsorgane, während bei der, zu derselben Oligochaetenfamilie (ehemals auch zu demselben Genus) gehörigen Syllis amica[5]) wir

---

[1]) Steenstrup, l. c. p. 72. [2]) Claus, Grundzüge. p. 247.

[3]) Denselben Unterschied machen wir auch bei pflanzlichen Parasiten; vergl. Hofmeister, physiol. Botanik. II, p. 221.

[4]) Tauber, om noidernes bygning og kjönsforhold jagtagelser og bemerkninger 1873; mir nur durch die Besprechung in Leuckart's J.-B. für 1872—1875 zugänglich. Arch. f. Ntgsch. 39. Jahrgang. II, p. 483—488. [5]) Schmarda. I, p. 483.

es mit ächter Metagenesis zu thun haben, da bei ihr das knospende Mutterthier, wie jede wahre Amme, geschlechtslos bleibt.

Wahre Metagenesis in den mannigfaltigsten Abänderungen ist namentlich und in ausgezeichneter Weise in der Entwicklung der Medusen vertreten. Bei diesen entsteht in der Regel aus dem befruchteten Ei nicht wieder eine Meduse, sondern ein festsitzender ganz anders geformter Hydroidpolyp, und dieser erst erzeugt wieder durch Knospung die frei schwimmenden Medusen, die sich geschlechtlich fortpflanzen. Ohne auf die vielen Besonderheiten einzugehen, die namentlich Bildung und Fortpflanzung der Hydroidpolypen darbieten, seien nur einige Ausnahmen aus dieser Gruppe kurz berührt, namentlich um zu zeigen, wie gering insbesondere der systematische Werth der Variationen in den Fortpflanzungsvorgängen ist. So hat nach den Beobachtungen von du Plessis[1]) Campanularia volubilis eine Art von doppeltem Generationswechsel, insofern sie im Winter freie Medusen, im Sommer Gonophoren erzeugt, aus denen flimmernde Larven hervorkommen. Und andererseits ist eine nicht geringe Zahl von Medusen bekannt, bei denen directe Entwicklung ohne Generationswechsel nachgewiesen ist, so z. B. bei Pelagia noctiluca[2]), ferner bei Geryonia (Carmarina) hastata H., bei Polyxenia leucostyla Will. (Aegineta flavescens Gegenb.) und Aeginopsis mediterranea Joh. Müller[3]). Auch unter den Steinkorallen ist die Metagenesis in unserem Sinne verbreitet, und zwar viel weiter, als man früher annahm. Auch bei ihnen lösen sich, wie namentlich gewisse Flabellen deutlich zeigen, von einem persistirenden und nach Ammenart geschlechtslos bleibenden Fussstücke gestielte, zur Geschlechtsreife kommende Formen. Die Amme von Fungia stellt sogar einen verästelten Korallenstock dar, der an den ringförmigen Vorsprüngen der einzelnen Zweige selbst die Zahl der nach und nach gebildeten Geschlechtsthiere erkennen lässt[4]).

Zu den complicirtesten metagenetischen Vorgängen gehören die an den Nectascidien[5]) (Salpen, Tonnensalpen und Feuerwalzen) vorkommenden. Sowohl bei den Pyrosomen, als auch bei den Salpen gibt es eine ungeschlechtliche Form (Amme), welche bei den Salpen durch die „solitäre Salpe", bei den Pyrosomen durch das (von Huxley so genannte) „Cyathozoid" repräsentirt wird. Bei beiden erzeugen die Ammenformen mittelst des Stolo prolifer eine Individuenkette, die „Kettensalpen" und die „Ascidiozoiden"[6]). Diese Kettenformen sind indessen in beiden Gruppen verschieden; bei Pyrosoma vermögen sie sich geschlechtlich zu vermehren, und ausserdem noch durch Knospung eine Anzahl neuer Individuen

---

[1]) Du Plessis, sur un cas de double génération alternante chez la Campanularia volubilis. Bull. Soc. Vaud. XII, p. 429—435; besprochen in Leuckart's J.-B. für 1872—1875. Arch. f. Ntgsch. 41. Jahrg. II, p. 412—413.

[2]) Krohn, Müller's Archiv f. Anat. u. Physiol. 1855. p. 491 (bestätigt von Agassiz u. Kowalewsky).

[3]) Hinsichtlich der drei letztgenannten vergl. E. Metschnikoff, Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Z. f. wiss. Zool. XXIV, p. 15 u. f.

[4]) Semper, über Generationswechsel der Steinkorallen und über das Edwards'sche Wachsthumsgesetz der Polypen. Z. f. wiss. Zool. Bd. XXII, Heft 2, p. 235—281; namentlich p. 271—277.

[5]) W. Salensky, Entwicklung der Hoden und über den Generationswechsel der Salpen. Z. f. wiss. Zool. Bd. XXX Suppl. p. 287; sowie
A. Kowalewsky, über die Entwicklungsgeschichte der Pyrosoma. Arch. f. mikr. Anat. XI, p. 597—636.

[6]) Und zwar 4 aus einem Cyathozoid. Schmarda, II, p. 223.

hervorzubringen, während die Kettensalpen sich geschlechtlich fortpflanzen. Doliolum aber bietet in seiner merkwürdig verwickelten Metagenese das Vorkommen doppelter Ammengenerationen dar[1]). Solche finden sich im Grunde genommen auch im gewöhnlichen Verlauf der Bandwurmentwicklung. Durch eine Knospung im Innern des vergrösserten und blasenartig entwickelten Embryo entsteht zunächst das Kopfglied (Scolex), wodurch der Embryo selbst zur Schwanzblase des Cysticercus wird. Durch eine zweite Knospung aus dem Scolex erfolgt die Bildung der Proglottiden, die nun die geschlechtliche Generation der Cestoden vorstellen. Dass aber auch Cestoden im cysticercoiden Zustande, indem sie in diesem bereits geschlechtsreif werden, ihr Entwicklungsleben abschliessen, ohne den sonst üblichen Wirthswechsel zu vollziehen, hat Leuckart[2]) an seinem Archigetes Sieboldii gezeigt. Dieser bildet somit ein interessantes Seitenstück zu Hydra, die im Grunde doch auch eine geschlechtsreife Amme ist, da ihre nur vom Ectoderm gebildeten Geschlechtsanhänge doch wohl kaum mit Medusoiden verglichen werden können.

Für die Erscheinung der Heteroecie finden sich auch ausserhalb der Gruppe der Cestoden nicht wenige Beispiele. So vollzieht sich die Metagenesis des Distomum macrostomum unter einem sehr merkwürdigen Uebergange von einem Wirthe in den anderen. Zeller[3]) hat gezeigt, in welcher Weise sich das Distomenei entwickelt. Der aus ihm hervorgehende Embryo wandert nach einem kurzen Freileben bei sich darbietender Gelegenheit in eine Succinee ein, wo er sich im hinteren Ende des Eingeweidesackes festsetzt. Hier treibt er durch eine Art von Knospung eine Menge von Blindschläuchen, von denen eine beschränkte Anzahl (nach Zeller's Angaben höchstens fünf) gleichzeitig ihre volle Ausbildung erlangt. „Ein solcher Schlauch" (das schon früher von Carus so genannte Leucochloridium paradoxum) „ist das Wunderbarste, was man nur sehen kann." Nicht nur seine im Verhältniss zu der des Wohnthieres ungeheuere Grösse, oder seine Färbung und Zeichnung, sondern namentlich auch die Selbstständigkeit und Freiheit seiner Bewegungen sind höchst ungewöhnlich. Nachdem er längere Zeit ruhig zusammengezogen und durch die Schale hindurch erkennbar dagelegen hat, schiebt er sich langsam und gleichsam tastend vorwärts, dringt bald in das eine, bald in das andere Fühlhorn ein, wobei er vielleicht mit einem Genossen um den Eingang streitet. In dem Fühlhorn führt er stundenlang heftige stossende und bohrende Bewegungen aus. Dieser Hautschlauch, ohne Gefäss- und Nervensystem, ohne Geschlechtsorgane, ist nur das weiter entwickelte Glied eines Ammenstockes, welcher in sich auf ungeschlechtlichem Wege eine Distomenbrut erzeugt. Diese capselt sich an Ort und Stelle ein, und zwar durch eine Verdickung und Umwandlung ihrer eigenen Epidermis, so dass die Umhüllung bei den Bewegungen des Körpers sich mitbewegt. Die Distomenlarve erlangt schon innerhalb ihres Ammenschlauches eine ungewöhnliche Entwicklung, lässt z. B. schon die Generationsorgane in allen ihren Theilen und in ihrem ganzen Zusammenhange erkennen,

---

1) Schmarda. II, p. 223.

2) R. Leuckart, Archigetes Sieboldii; eine geschlechtsreife Cestodenamme. Z. f. wiss. Zool. Bd. XXX. Suppl. p. 593—606.

3) E. Zeller, über Leucochloridium und die weitere Entwicklung seiner Distomenbrut. Z. f. wiss. Zool. Bd. XXIV, p. 575.

so dass es namentlich mit Hülfe der auffallenden Abweichungen des Baues des Geschlechtsapparates möglich geworden ist, die Larve als die des Distomum macrostomum mit voller Sicherheit zu bestimmen. Diese Ammenschläuche werden nun, wie Zeller durch Versuche ermittelt hat, mit Begierde von manchen Vögeln (aus der Gruppe der Sänger und der Wasserhühner) aus den Fühlhörnern der Schnecke hervorgezogen und verschluckt. Im Magen dieser ihrer zweiten Wirthe werden alsdann die Distomenlarven frei, passiren den Darm bis zu seinem letzten Abschnitte und setzen sich unmittelbar vor dem After fest. Sie entwickeln sich daselbst rasch weiter, werden geschlechtsreif und fangen schon am sechsten Tage an, Eier zu produciren, mit deren Entwicklung ein neuer Cyclus in dem Leben dieses merkwürdigen Thieres beginnt.

B. Die Heterogonie.

In allen bisher besprochenen Fällen von Generationswechsel im engeren Sinne oder von Metagenesis (wie wir diesen der Kürze halber bezeichnet haben), tritt als characteristisch zwischen je zwei gynaekogenetisch erzeugten Bruten eine durch monogene Vermehrung, sei es durch Theilung, Knospung oder Keimbildung, entstandene Generation auf. Nun ist aber in neuerer Zeit, seit man paedogenetischen und parthenogenetischen Vorgängen sorgfältige und eingehende Untersuchungen gewidmet hat, eine Anzahl von Entwicklungskreisen bekannt geworden, welche zwar der Metagenesis unzweifelhaft verwandt sind, sich aber von ihr durchaus durch den Mangel an monogenisirenden Ammengenerationen im Wechsel mit geschlechtlich zeugenden Generationen unterscheiden. Es sind in diesen Cyclen ausschliesslich Geschlechtsgenerationen, welche regelmässig alterniren, oder von denen die eine Form mehrere Male hintereinander ihresgleichen producirt, bis wieder die andere, morphologisch von ihr abweichende auftritt. Die Verschiedenheiten beider Arten von Generationen leiten sich, wie überall mehr oder minder deutlich zu Tage tritt, von Abweichungen in den Ernährungsverhältnissen, bedingt durch den Einfluss der Jahreszeiten[1], der Temperatur des umgebenden Mittels, des Concentrationsgrades der Lösungen, in denen die Thiere leben, und ähnlichen Momenten ab. Sehr häufig erscheint dann an Stelle der Gynaekogenesis in der einen Generation paedogenetische oder orthogenetische Parthenogenesis, welche (wie schon an anderen Orten betont worden ist) durchaus nicht als monogene Zeugung betrachtet und der Fortpflanzungsweise der Ammengenerationen in der Metagenesis als etwas Gleichwerthiges zur Seite gesetzt werden kann, da sie ganz unverkennbar aus der sexuellen Zeugung durch Reduction abgeleitet werden muss. Diese Art der Fortpflanzung, in deren Verlaufe verschiedenartige Geschlechtsgenerationen nach einem bestimmten Gesetze mit einander wechseln, hat man als Heterogonie bezeichnet und sie als zweite Form des Generationswechsels im weiteren Sinne des Wortes der Metagenesis entgegengesetzt.

In Folge der bestehenden Schwierigkeit, überall mit Sicherheit Eizellen und Keimzellen von einander zu unterscheiden, namentlich wenn die Entstehung der letzteren auf ein bestimmtes Organ beschränkt erscheint, bieten sich übrigens auch hier Uebergangsformen von

---

[1]) Weswegen man einen Theil der hierher gehörigen Erscheinungen als „Saisondimorphismus“ bezeichnet hat.

der Metagenesis zu der Heterogonie dar. Als eine solche würde vielleicht der Zeugungskreis einiger Gallmücken zu bezeichnen sein, z. B. von Cecidomyia und Miastor. Beide pflanzen sich im Larvenzustande fort. Frühzeitig differenzirt sich im Körper der Larve die Anlage der Geschlechtsdrüse in der Form von Ovarialelementen. Die Embryonen wachsen auf Kosten des Fettkörpers und später der gänzlich zerfallenden Organe der Mutterlarve, durchbrechen als Tochterlarven die leere mütterliche Körperhaut, um dann in gleicher Weise eine neue Larvenbrut zu erzeugen oder aber als letzte Sommergeneration nach Verpuppung sich zu männlichen und weiblichen Gallmücken zu entwickeln, die wieder befruchtete Eier produciren. Da hier nun die sich bildenden „Keime“ aus der Anlage der Geschlechtsdrüse hervorgehen, so kann die Larve nicht als ungeschlechtlich sich vermehrende Amme angesehen werden, sondern wir haben es mit paedogenetischer Parthenogenesis im Wechsel mit orthogenetischer Gynaekogenesis zu thun. — Dieser Cyclus kommt in sehr ausgebildeter Form auch bei den Aphiden[1]) vor. In der Regel folgen bei diesen während des Sommers eine grössere Zahl von Generationen, die aus sogenannten Blattlausammen, d. h. der Parthenogenesis angepassten, nicht mit einem Receptaculum seminis versehenen und auch sonst nicht völlig entwickelten Weibchen, welche täglich eine gewisse Zahl lebendiger Jungen zur Welt bringen, die aus Keimen des Ovariums sich direct in Embryonen umgewandelt haben, ohne die Eiform anzunehmen. Die letzte Sommergeneration bringt dann geschlechtliche Thiere, geflügelte Männchen und theils geflügelte, theils flügellose Weibchen, hervor, die sich begatten und die überwinternden Eier liefern, die dann im nächsten Sommer in gleicher Weise, d. h. durch mehrfache Parthenogenesis mit Gynaekogenesis am Schluss, sich fortpflanzen.

Bei einigen Blattläusen jedoch, bei Chermes Abietis, wahrscheinlich auch bei Chermes Laricis, piceae und Phylloxera coccinea, wechselt paedogenetische Jungfernbrut der Larve mit orthogenetischer Parthenogenesis der definitiven Form[2]).

Die ungleich häufigste Form der Heterogonie setzt sich aus orthogenetischer Parthenogenesis und Gynaekogenesis zusammen. So finden wir nach Basset[3]) bei Cynips quercus operator eine Herbst- und eine Frühjahrsgeneration. Jene besteht nur aus Weibchen, deren parthenogenetische Brut sich in Frühlingsgallen zur zweiten Generation entwickelt; diese besteht aus Männchen und Weibchen, die aber kleiner sind als die Herbstgeneration. Die befruchteten Eier würden demnach grössere Weibchen, die unbefruchteten eine kleinere Generation mit beiden Geschlechtern liefern. — Auch die Fortpflanzung der in neuester Zeit eingehend von Weismann[4]) und Claus[5]) in Bezug auf ihre Anatomie, Eibildung und Heterogonie untersuchten Daphnoiden würde hierher zu rechnen sein. Bei diesen erzeugen ein und dieselben Weibchen den Sommer hindurch parthenogenetisch kleinere, sogenannte Sommereier,

---

1) Vergl. Leuckart, zur Kenntniss des Gener. u. d. Parth. 2) Seidlitz, Parth. p. 24—25.

3) Mitgetheilt von Riley, Americ. Natural. VII, p. 519; besprochen in Bertkau's entomol. J.-B. für 1873—1874. Arch. f. Ntgesch. 41. Jahrg. II, p. 199.

4) A. Weismann, über Bau und Lebenserscheinungen von Leptodora hyalina Liljeborg. Z. f. wiss. Zool. XXIV, p. 408 u. f. und
A. Weismann, zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Z. f. wiss. Zool. XXVII u. XXVIII.

5) C. Claus, zur Kenntniss der Organisation und des feineren Baues der Daphnoiden und verwandter Cladoceren. Z. f. wiss. Zool. Bd. XXVII, p. 396—397.

im Herbst, wo Männchen erscheinen, derbschalige, sogenannte Winter- oder Ephippialeier. Diese letzteren bilden sich zwar unabhängig vom männlichen Einfluss im Ovarium vollständig aus, aber sie werden, falls die Begattung nicht rechtzeitig eintritt, entweder überhaupt nicht in den Brutraum entleert und zerfallen im Eierstock selbst, oder sie gelangen zwar in das Ephippium, bilden aber dort keine Dotterhaut, sondern zerfallen sehr rasch und vollständig, so dass die Entwicklungsfähigkeit der Wintereier durch die vorgängige Befruchtung bedingt ist[1]). Bei Leptodora hyalina, wo die Sommergenerationen sich direct entwickeln, durchläuft die Frühjahrsgeneration, unter welcher keine Männchen gefunden werden, noch eine Metamorphose, da sie sich aus der Naupliusform entwickelt. Ja, sie behält selbst das Naupliusauge im entwickelten Zustande, so dass durch den Besitz dieses Larvenauges das geschlechtsreife Weibchen der Frühlingsgeneration von den Weibchen der folgenden Generationen sich unterscheidet[2]).

Auch Gynaekogenesis der Larven und Parthenogenesis der definitiven Form kommen wechselnd vor, so z. B. bei Ascaris nigrovenosa.

Endlich können auch beide Generationen sich gynaekogenetisch fortpflanzen, wie dies bei Leptodera appendiculata, einem in Arion empiricorum lebenden Wurme, der Fall ist[3]).

Wenn ich diese Betrachtung über die Heterogonie mit der auszugsweisen Darstellung zweier besonders merkwürdiger Beispiele schliesse, so beabsichtige ich, durch das erste, die berüchtigte Phylloxera vastatrix betreffend, zu zeigen, wie sehr sich unter dem Einflusse der Heterogonie die morphologische Ausgestaltung der aufeinanderfolgenden Generationen Einer Art compliciren kann, an dem zweiten aber, nämlich an Artemia salina, den Einfluss der veränderten Lebensbedingungen auf die Art und Weise der Fortpflanzung darzulegen.

Hinsichtlich der Fortpflanzungsverhältnisse der Phylloxera vastatrix[4]) scheint ungefähr Folgendes festgestellt zu sein. Die überwinterten Larven wachsen im Anfange des Frühjahres rasch und produciren zahlreiche Eier, aus denen ihnen gleiche Larven ausschlüpfen, welche gleichfalls bald zum Eierlegen befähigt sind. Mitte Juli treten neben den bisherigen Larven solche mit schlankerem Körper und Flügelansätzen auf; sie verwandeln sich in geflügelte Weibchen, welche Eier von zweierlei Grösse ablegen. Aus den grösseren entwickeln sich Weibchen, aus den kleineren Männchen; beide sind ungeflügelt und haben einen verkümmerten Rüssel. Eine Begattung ist nicht beobachtet worden, erscheint indessen sehr wahrscheinlich; das Weibchen legt nur ein Winterei, die Form, unter der nach Balbiani das Insect überwintert. Neben den ungeflügelten Larven finden sich im November auch solche ein, welche jenen im Uebrigen ziemlich gleichen, aber mit Flügelstummeln versehen sind; auch haben sie nicht die volle Grösse der sich zu geflügelten Weibchen umbildenden Nymphen. Auch diese Larven, welche wahrscheinlich sich nicht in geflügelte Weibchen verwandeln, produciren zahlreiche Eier.

Wie eigenthümlich veränderte äussere Verhältnisse, z. B. Modificationen des Lebensmediums, nicht nur auf morphologische Eigenthümlichkeiten, sondern auch auf den

---

1) siehe Claus, l. c. XXVII, p. 397, sowie Weismann, l. c. XXVII, p. 70—71.

2) Weismann, l. c. XXIV, p. 408—409. 3) Seidlitz, Parth. p. 12.

4) Bertkau's entom. J.-B. für 1873—1874. 41. Jahrg. d. Arch. f. Ntgsch. II, p. 310.

Fortpflanzungsmodus einwirken, davon sehen wir ein lehrreiches Beispiel in dem von Schmankewitsch [1]) beschriebenen Einflusse des Concentrationsgrades von Salzwasser auf gewisse, den Familien der Cladoceren und Branchipusiden angehörige Phyllopoden. Dass vor- und rückwärtsschreitende Umwandlungen der Artemia salina bei abnehmendem und zunehmendem Salzgehalte sowohl bei künstlicher Zucht, als auch in freier Natur regelmässig eintreten, ist für gegenwärtige Arbeit von geringer Bedeutung. Von hervorragendem Interesse aber ist es, dass Schmankewitsch beobachtet hat, wie zwar eine sehr allmähliche Veränderung der Concentration auf die thelytokisch-parthenogenetische Fortpflanzung der Artemia keinen Einfluss hat, da die aufeinanderfolgenden Generationen zur Ertragung sowohl sehr hoher, als auch sehr niedriger Salzgehalte geeignet werden, dass aber bei schneller Veränderung der Concentration des Salzwassers dasselbe zu einem, für das Leben der Art unvortheilhaften Elemente wird, welches die Ernährungsweise der Thiere verändert und zugleich in freier Natur das Erscheinen von Männchen bei Formen bewirkt, welchen thelytokische Parthenogenesis eigen ist. Und in ähnlicher Weise hat Schmankewitsch an Daphnia magna Leydig beobachtet, dass, wenn man diese Süsswasserart in schwach salzigem Wasser, welches dieselbe gut verträgt, züchtet, bei derselben nach verhältnissmässig schneller Erhöhung des Salzgehaltes Männchen und befruchtete Eier bei einer solchen mittleren Temperatur erscheinen, bei welcher bei derselben Art im Süsswasser parthenogenetische Zeugung stattfindet. — So hören auch im Xadschibei-Liman die Weibchen der daselbst lebenden Daphnia rectirostris Leydig im Sommer bei rasch steigender Concentration auf sich parthenogenetisch zu vermehren und tragen, wie sonst nur vor dem Winter, befruchtete Ephippialeier. Man erkennt, wie hier überall das Auftreten der Männchen und die Production der durch sie zu befruchtenden derbschaligen Dauereier zu einer Zeit geschieht, wo es gilt, die in ihrer Existenz durch ungeeignete äussere Lebensverhältnisse gefährdete Art über kritische Zeiten hinüber zu erhalten, bis wieder normale Entwicklungsbedingungen gegeben sind.

So wird in vielen Fällen wenigstens ein gutes Theil des Befremdlichen und Auffälligen verschwinden, was die Heterogonie in ihrem Auftreten und in ihrem Verlaufe an sich hat, wenn es durch genaues und geduldiges Nachforschen gelungen sein wird, die natürlichen Bedingungen nachzuweisen, welche die Veränderung der Entwicklungsrichtung nach den Gesetzen der Anpassung und im Interesse der Erhaltung der Art selbst durch aussergewöhnliche Mittel zur Folge haben.

Anhang:

Der vermeintliche erweiterte Generationswechsel und die Alloeogenesis.

Nachdem in rascher Aufeinanderfolge eine Menge höchst auffälliger Vorgänge im Bereiche der Fortpflanzung entdeckt worden waren, kann es nicht unbegreiflich erscheinen, wenn man auf diesem Gebiete allmählich, mit Joh. Müller zu reden, auf starke Stücke gefasst

---

[1]) W. J. Schmankewitsch, über das Verhältniss der Artemia salina Miln. Edw. zur Artemia Milhausenii Miln. Edw. und dem Genus Branchipus Schaeff. Z. f. wiss. Zool. Bd. XXV. Supplem. p. 110—112.

war. Während in allen bisher besprochenen Fortpflanzungsweisen eine Nachkommenschaft erzeugt wird, welche der elterlichen Form gleicht oder doch nach einer Metamorphose oder einem irgendwie gearteten Generationswechsel zu ihr zurückkehrt, sind Wahrnehmungen über scheinbar gegentheilige Zeugungsreihen nicht ausgeblieben. So höchst unwahrscheinlich dieselben auch von vornherein erschienen, so war es doch namentlich dem Umstande gegenüber, dass solche Fälle einer ganz beispiellosen Beziehung zweier Thierformen zu einander von verdienstvollen Forschern unter voller Einsetzung ihrer Autorität bekannt gemacht wurden, sehr angebracht, sich daran zu erinnern, dass überhaupt und insbesondere auf dem an Ueberraschungen reichen Gebiete der Fortpflanzungslehre vielleicht schon morgen trivial ist, was heute noch paradox erscheint.

Von solchen Fällen, in denen man anzunehmen genöthigt schien, gewisse Thiere besässen die Fähigkeit, eine Nachkommenschaft von ganz anderem typischen oder Familien-Character zu erzeugen, mag hier an zwei erinnert werden, die zur Zeit ihrer Publication nicht geringes Aufsehen erregt haben.

Der ältere dieser Fälle betrifft die von Johannes Müller [1]) entdeckte scheinbare Entstehung von Schnecken in Holothurien. Unter einer grösseren Anzahl von ihm untersuchter Exemplare von Synapta digitata fand er einige mit einem „Genitalienschlauche“, der Eier mit Schneckenembryonen verschiedener Entwicklungsstufen enthielt, welche einer neuen Gattung Entoconcha mirabilis angehörten. Wiewohl der Entdecker es in entscheidender Weise dargethan zu haben glaubte, dass hier nicht etwa Parasitismus im Spiele sei, vielmehr eine Erweiterung des Generationswechsels von solcher Tragweite vorläge, dass die Erzeugnisse eines Thieres in den Formenkreis eines ganz anderen Typus übersprängen [2]), ist es den gewissenhaften Nachuntersuchungen Albert Baur's [3]) dennoch gelungen, das Räthsel durch Nachweisung der parasitischen Natur jenes schneckenerzeugenden Schlauches zu lösen und zu zeigen, dass die von ihm nun Helicosyrinx parasita (der Name Entoconcha mirabilis soll nach Baur nur der Larve zukommen) genannte Schnecke im geschlechtsreifen Zustande wahrscheinlich in rückschreitender Metamorphose begriffen ist.

Dreizehn Jahre später beschrieb Häckel [4]) unter dem Namen „Alloeogenesis“ eine andere sehr merkwürdige Form des Generationswechsels. Bei der sechsstrahligen Geryonia (Carmarina) hastata sollten aus dem, in der Magenhöhle befindlichen Zungenkegel, bei gleichzeitiger Bildung von Eiern und Samen in den Genitalien, Knospen der sechszehnstrahligen Cunina rhododactyla hervorsprossen, einer Meduse, die einer ganz anderen Familie, ja Ordnung angehört, als jene Geryonide. Dieses auffallende Vorkommen hat inzwischen durch

---

[1]) Johannes Müller, über Synapta digitata und die Erzeugung von Schnecken in Holothurien J. Müller's Arch f. Anat. 1852. p. 1 u. f.

[2]) Zweifel an der Richtigkeit dieser Annahme sprach Stein schon 1853 in seinen „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Eingeweidewürmer“ (Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. IV, p. 198) aus.

[3]) A. Baur, Beiträge zur Naturgesch. der Synapta digitata. 3. Abhdlg.: Die Eingeweideschnecke (Helicosyrinx parasita) in der Leibeshöhle der Synapta digitata. Dresden 1864. Verhandl. d. Kais. Leop.-Carol. deutsch. Akad. d. Naturforsch. 31. Bd. 1—119.

[4]) Haeckel, Beiträge zur Naturgeschichte der Hydromedusen. Leipzig 1865; auch besprochen im Leuckart'schen J.-B. 1865. p. 192.

zwei gleichzeitige und sich ergänzende Arbeiten von Uljanin[1]) und Fr. Eilhard Schulze[2]) seine Erklärung gefunden. Wir haben es hier, wie schon von Steenstrup, Mac Crady u. A. ausgesprochen wurde, mit einer besonderen Form von Parasitismus oder Commensalismus zu thun. Jedenfalls steht die im Magen von Carmarina hastata sich entwickelnde Cuninabrut in keinem genetischen Zusammenhange mit der Geryonide[3]).

So ist denn mit dem erweiterten Generationswechsel J. Müller's und der ihm einigermassen analogen Häckel'schen Alloeogenesis oder Allotriogenesis „eine der allerfremdartigsten Erscheinungen aus der Lehre von der thierischen Fortpflanzung verschwunden"[4]).

Indem wir von den einfachsten monogenen Zeugungsvorgängen bis zu den complicirtesten Verknüpfungen verschiedenartiger Vermehrungsweisen im Lebensgange Einer Art aufwärts gestiegen sind, haben wir die bis jetzt erforschten Arten der Fortpflanzung im Thierreiche übersichtlich anzuordnen und nach gemeinsamen und unterscheidenden Merkmalen zu characterisiren versucht. Die grossartigen und überraschenden Entdeckungen, welche uns die letzten vierzig Jahre auf dem Gebiete der Fortpflanzungslehre gebracht haben, legen die Frage nahe: Wird die Zukunft, vielleicht schon die allernächste, den gonologischen Forschungen wesentlich neue Perspectiven eröffnen? Vermag man vielleicht jetzt schon „in den jungen Saaten" der kaum gewonnenen Lehren „die Wälder der Zukunft rauschen" zu hören? —

Es wäre vermessen, wenn der Schreiber dieser Zeilen den Ton der Prophetie anschlagen wollte. Aber auf Eines wenigstens deuten die Wegweiser der Zeit unverkennbar hin, nämlich darauf, dass über den reichen Segen von Thatsachen hinaus, welche durch emsiges Detailstudium zu Tage gefördert sind und werden, sich uns die Aussicht auf eine einheitliche Auffassung auch der bunten und unendlichen Mannigfaltigkeit der, das Kleid des Lebens webenden Fortpflanzungsvorgänge darbietet; eine Aussicht, welche dazu beizutragen geeignet ist, in uns die Zuversicht zu stärken, dass mehr und mehr (mit Baco zu reden) aus der descriptio et historia naturae eine interpretatio et scientia naturae werde, eine wahre und echte Naturphilosophie, welche ihren Einfluss und ihre Herrschaft auch auf gegenwärtig ihr scheinbar noch ganz fremdartige Gebiete auszudehnen bestimmt ist. —

Wenn das ernste Streben und heisse Ringen unserer Zeit, über die Kenntnisse hinaus zur Erkenntniss vorzudringen, auch in der vorliegenden Arbeit zu Tage träte und von einigem Erfolge gekrönt erschiene, so würde der Verfasser, welchem beim Abschlusse derselben ihrer Natur gemäss diejenige Freude zu geniessen versagt ist, welche der Lohn der erfolgreichen selbstständigen Forschung ist, in bescheidener Resignation ein genügendes Maass von innerer Befriedigung empfinden; es hätte sich ihm dann als Führer das Goethe'sche Wort bewährt, das er als Motto an die Spitze der Arbeit gestellt:

„Dich im Unendlichen zu finden,
Musst unterscheiden und dann verbinden".

---

1) B. Uljanin, über die Knospung der Cuninen im Magen der Geryoniden. Arch. f. Ntgsch. 41. Jahrg. I. 1875. p. 333—337.

2) Fr. Eilh. Schulze, über die Cuninenknospenähren im Magen von Geryonien. Graz 1875.

3) Uljanin, l. c. p. 336. 4) Leuckart, J.-B. 1875. p. 404.

Bayerische StaatsBibliothek
Münchener DigitalisierungsZentrum Digitale Bibliothek

Dilling, Gustav

Ueber die verschiedenen Arten der Fortpflanzung im Thierreiche nach dem gegenwärtigen Stande der gonologischen Forschung

Hamburg 1880

4 Techn. 297-1875/81
urn:nbn:de:bvb:12-bsb11526460-0